Zur Wurzelanatomie unserer Alpenpflanzen

IV. Compositae

Von Maria Luhan

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Wien

Mit 9 Textabbildungen und 4 Tafeln

(Vorgelegt in der Sitzung am 30. April 1959)

Die Compositen, eine der größten Pflanzenfamilien, sind auch in der alpinen Flora durch zahlreiche Arten vertreten. Ihre Wurzeln durchziehen nicht nur Wiesenböden und lockeren Gesteinsschutt, sondern finden auch in kleinsten Felsspalten Halt. Der Entstehung nach zeigt das Wurzelsystem fast aller alpinen Compositen eine homorrhize Ausbildung (Goebel 1930); die kräftigen, tiefgehenden Beiwurzeln der meisten Arten, die vorzugsweise gegen die Spitze Nebenwurzeln aufweisen, gehören nach Freidenfelt (1902) dem *Silphium*-Typus an und stellen ein kräftiges Verankerungsorgan dar. Nicht selten läßt sich ein Dimorphismus der Wurzeln in kaum verzweigte Haftwurzeln und reich verzweigte Nährwurzeln feststellen.

Im Hinblick auf den inneren Bau ist die Compositenwurzel gegenüber anderen Wurzeln verhältnismäßig gut charakterisiert, so im jungen Entwicklungsstadium vor allem durch die Harzgänge, welche innerhalb der großen Gruppe der tubulifloren Compositen allgemein verbreitet sind, in älterem Zustand auch durch ein etwas abweichendes sekundäres Dickenwachstum des Zentralzylinders und, bei manchen Arten, durch das Vorhandensein eines exogenen Korkes. Dazu kommt die fast regelmäßige Verpilzung ihrer jüngsten Wurzelteile.

Über die Anatomie der Compositenwurzel scheint in der Literatur keine zusammenfassende Darstellung auf. Viele Arbeiten befassen sich jedoch mit dem Bau der primären Rinde, insbesondere mit Bau und Entwicklung der Harzgänge in ihr (Sachs 1859, Mül-

LER 1866/67, VAN TIEGHEM 1872, 1883, 1884, 1885, VUILLEMIN 1884, TRIEBEL 1885, COL 1903, 1904, TETLEY 1925, HOLM 1926/27, MAGER 1932), ferner mit dem sekundären Dickenwachstum (OLIVIER 1881, WHITAKER 1923) oder mit der Korkbildung (VON ALTEN 1909, MAGER 1932). Bezüglich weiterer Literaturangaben sei auf die zusammenfassenden Werke v. GUTTENBERGS (1940, 1943) hingewiesen, die sich auf den Bau der primären Angiospermenwurzel bzw. auf deren physiologische Scheiden beziehen. — Während über das allgemeine Problem der Wurzelverpilzung eine sehr große Zahl von Arbeiten vorliegt, finden sich nur wenige Angaben über die Mykorrhiza der Compositenwurzel (SCHLICHT 1889, STAHL 1900, COSTANTIN et MAGROU 1926, METSÄVAINIO 1931, KIVENHEIMO 1947, KELLEY 1950); daß die Alpenpflanzen recht allgemein mykotroph sind (ASAI 1935), ist bekannt.

Vorliegende Untersuchung, die sich mit dem Bau alpiner Compositenwurzeln beschäftigt, soll die früheren Mitteilungen über Primulaceen-, Saxifragaceen-, Rosaceen- und Gentianaceenwurzeln (LUHAN 1951, 1952, 1954) fortsetzen. — Das Pflanzenmaterial stammt aus dem Arlberggebiet, aus der Ankogel-, Sonnblick-, Venediger- und Glocknergruppe der Hohen Tauern, aus der Silvretta, dem Schweizer Nationalpark und den Hängen um das Pordoijoch (Südtirol). Die Wurzeln wurden am Standort in 50%Alkohol eingelegt und in Wien, nach Anfertigung von Quer- und auch Längsschnitten, untersucht. Dabei ist im Interesse einer möglichst geringen Veränderung von Zellform und -inhalt auf eine Paraffin-Einbettung auch der zarten Wurzelendigungen verzichtet worden. Die Schnitte wurden vor allem auch durch die Basis der Wurzeln geführt, wo die unterschiedliche Ausbildung der einzelnen Arten am deutlichsten in Erscheinung tritt.

Die Reihung der untersuchten Pflanzen soll nach systematischen Gesichtspunkten erfolgen; nachstehende Übersicht zeigt die Zugehörigkeit der gesammelten Gattungen zu den systematischen Gruppen (nach WETTSTEIN 1935)[1]:

[1] Knapp vor Abschluß dieser Arbeit ist Heft 3 des Catalogus Florae Austriae (JANCHEN 1958) erschienen, das auch die von JANCHEN (im Anschluß an MERXMÜLLER) ausgearbeitete, nunmehr gültige Reihung der auf österreichischem Gebiet wachsenden Compositen enthält. Leider war es nicht mehr möglich, diese systematische Anordnung, bei der die *Liguliflorae* an die Spitze gestellt sind und die Unterfamilie der *Tubuliflorae* in drei parallele Entwicklungsreihen (Tribusgruppen) gegliedert werden, hier zu berücksichtigen.

A. TUBULIFLORAE

1. Vernonieae
2. Eupatorieae
3. Astereae: *Solidago, Aster, Erigeron*
4. Inuleae: *Antennaria, Gnaphalium, Leontopodium*
5. Heliantheae
6. Helenieae
7. Anthemideae: *Achillea, Chrysanthemum, Artemisia*
8. Senecioneae: *Senecio, Doronicum, Homogyne, Arnica*
9. Calenduleae
10. Arctotideae
11. Cynareae: *Saussurea, Carduus, Cirsium*
12. Mutisieae

B. LIGULIFLORAE

13. Cichorieae: *Leontodon, Crepis, Hieracium*

An den Beginn der Ausführungen möchte ich das Bild einer jungen Wurzel stellen (Abb. 1), um daran den Bau und die Struktureigentümlichkeiten junger Compositenwurzeln ganz allgemein zu erörtern. Die dünnsten Wurzeln, die sich ohne vorheriges Ein-

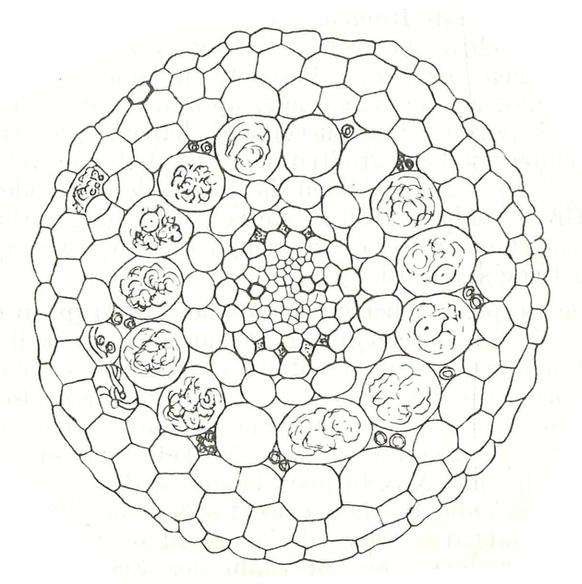


Abb. 1. Querschnitt durch die Wurzelspitze von *Achillea moschata* (D = 0,26 mm).

bettungsverfahren, nur zwischen Holundermark eingeklemmt, mit dem Mikrotom noch gut schneiden ließen, hatten einen Durchmesser von 0,1 bis 0,3 mm. Bei dieser Dicke ist der Zentralzylinder diarch, der Holzteil besteht aus wenigen Gefäßen, die entweder in zwei peripheren Gruppen oder als zusammenhängende Platte die Wurzel durchziehen. Das Perikambium ist einreihig, die Endodermis gewöhnlich primär mit deutlichen Casparyschen Streifen; in Abb. 1 allerdings, einer Wurzel von *Achillea moschata*, sind auch in diesem Jugendstadium schon viele Endodermiszellen verkorkt. Die endodermalen Harzgänge liegen hier in Drei- bzw. Vierzahl über jedem Phloem, und zwar deutlich zwischen nochmals geteilten Zellschichten. Ausgangsort für ihre Bildung ist die Mutterschicht der Endodermis, die innerste Periblemreihe (v. GUTTENBERG 1940). Aus ihr entstehen zunächst die Zellreihen der Innenrinde und nach Beendigung dieser Teilungen wandelt sich die innerste Schicht — zunächst über dem Hadrom — durch Ausbildung des Casparyschen Streifens in eine Endodermis um, während sie sich über dem Leptom vorher nochmals tangential teilt und schizogene Gänge entstehen läßt. Die Anzahl der Sekretgänge über jedem Phloem ist sehr verschieden, wozu noch kommt, daß im Laufe der Entwicklung durch nachträgliche Teilungen der umgebenden Zellen und durch Zusammenfließen einzelner Gänge weitere Veränderungen eintreten können. — Die äußerste Rindenschicht, die Exodermis, besteht aus meist größeren Zellen, die früh verkorken. Zwischen ihr und der Endodermis liegen nur wenige Parenchymschichten; die äußerste schließt lückenlos an die Exodermis, während sich nach innen zu regelmäßige Interzellularen ausgebildet haben. Die Zellen der mittleren Schicht sind am größten und Hauptsitz der Wurzelpilze. Den Abschluß nach außen bilden die Zellen der Rhizodermis, die geringere Größe haben, früh absterben und gelegentlich einen Zellendimorphismus aufweisen können, von dem später noch ausführlich die Rede sein wird.

Was die Verpilzung betrifft, so können die Hyphen entweder zwischen den Zellen (interzellulär) oder auch in den Zellen (intrazellulär) verlaufen. Von diesen dickerwandigen Hyphen dringen feine Äste vornehmlich ins Innere der großzelligen Mittelschicht ein und verzweigen sich dort zu Bäumchen (arbuscules, GALLAUD 1905). Die Zerfallsprodukte dieser Arbuskeln sind als klumpige, mehr weniger hyaline Massen noch länger in den Zellen sichtbar. Oft erweitern sich die Hyphen blasenförmig und bilden Vesikeln (JANSE 1897, GALLAUD 1905), die terminal oder interkalar entwickelt und zwischen oder innerhalb der Zellen gelegen sein können.

Und nun zur Beschreibung der einzelnen Arten:

Astereae

Solidago Virgaurea L. subsp. *alpestris* (W. K.) Rchb.

Fundorte: a) feuchte Wiesenstellen auf dem Höhenweg zur Sudetendeutschen Hütte (Granatspitzgruppe), b) sonniger Hang im Schweizer Nationalpark.

Die Alpen-Goldrute kommt auf Matten, Weiden und in lichtem Gebüsch in der oberen Voralpenstufe und der alpinen Stufe vor, besonders in der Krummholzstufe.

An der Spitze der Wurzel (D = 0,3 mm) ist das Gefäßbündel diarch, je 1 Harzgang, von 4 Zellen begrenzt, liegt über den beiden Phloemteilen, die Exodermiszellen sind dünnwandig, die Zellen der Rhizodermis haben schwarzbraunen Inhalt. Dickwandige Pilzhyphen durchziehen die peripheren Rindenparenchyminterzellularen und dringen nur selten ins Innere subexodermaler Zellen ein.

An der Basis beträgt der Durchmesser der Wurzeln durchschnittlich 1 bis 1,3 mm, der Zentralzylinder ist tetrarch oder pentarch. Die Xylem- und Phloemteile sind nur bei den letztentstandenen Beiwurzeln auch an der Basis noch in primärer Anordnung, an älteren Wurzeln haben sich zwischen den Xylemstrahlen schon sekundäre Leitelemente in verschiedener Zahl entwickelt. Die Endodermiszellen sind teils primär, teils sekundär ausgebildet und viele ihrer Zellen werden von einer radialen Wand — mit oder ohne Casparyschen Streifen — geteilt. Über den Phloemgruppen liegt je 1 Harzgang, von 4—7 Zellen umgeben. Viele interzellularenreiche Rindenparenchymreihen folgen. An der Exodermis fallen zwischen den gewöhnlichen, verkorkten Zellen einige unverkorkte oder schwächer verkorkte Zellen auf, deren bräunlichgelbe äußere Tangentialwand kappenartig verdickt erscheint (Abb. 2). Über ihren Inhalt läßt sich an dem Alkoholmaterial nichts Sicheres sagen, doch dürfte es sich bei den zahlreichen braunen Kugeln und Körnchen um irgendwelche Pilzprodukte handeln. Unter diesen Exodermiszellen treten mit großer Regelmäßigkeit wundkorkartige Teilungen auf, die sich je nach Form der betreffenden Exodermiszelle auf eine, zwei oder drei nächstinnere Rindenparenchymzellen erstrecken (Abb. 2 A, B, C). Die Rhizodermis ist an älteren Wurzeln größtenteils tot und liegt als brauner Belag der Exodermis auf; gut erhalten sind lediglich manche Zellen, die über verdickten Exodermiszellen liegen.

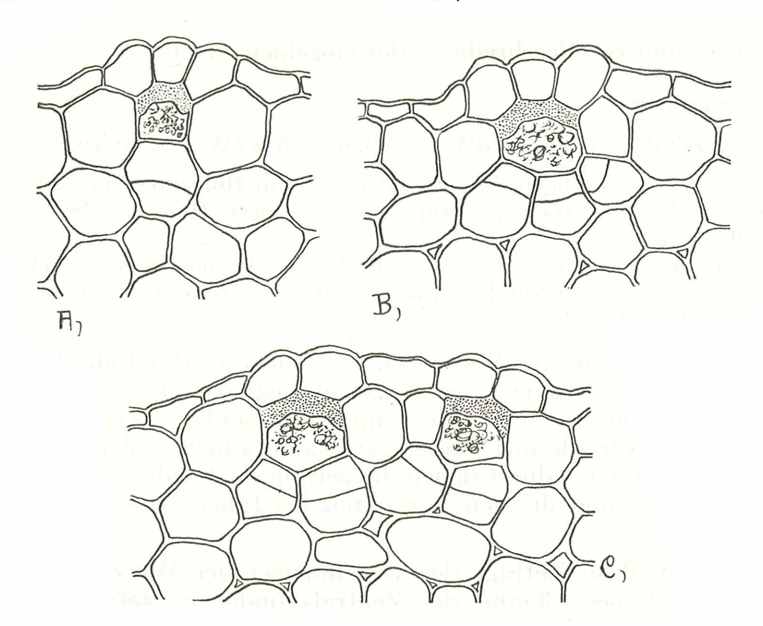


Abb. 2. *Solidago Virgaurea* subsp. *alpestris*. Querschnitt durch eine 1,1 mm dicke Wurzel. Verschiedene Exodermiszellen mit stark verdickten äußeren Tangentialwänden; in A, von einer, in B, von drei und in C, von zwei geteilten Zellen unterlagert.

Aster alpinus L.

Fundorte: a) auf Kalkschutt unterhalb des Mattunjoches und auf dem Schindlergipfel (beides Arlberggebiet), b) auf Felsen in Nähe der Stüdlhütte (Glocknergruppe), c) oberhalb des Ofenpasses im Schweizer Nationalpark.

Die Alpen-Aster wächst auf trockenen, sonnigen Weiden, Magermatten, an Felsen der Alpen; bevorzugt Kalkboden.

An der Wurzelspitze (D = 0,26 mm) zeigt der Querschnitt ein diarches Gefäßbündel, eine primäre Endodermis und je einen Harzgang über den beiden Phloemgruppen. In den äußeren Zellreihen des Rindenparenchyms wachsen zahlreiche inter- und auch intrazelluläre Pilzhyphen, während sich in weiter innen gelegenen Zellen nur Verdauungsklumpen vorfinden. Vereinzelt sieht man auch Vesikeln, die blasenförmigen Auftreibungen der Pilzhyphen (vgl. Taf. 1, Fig. 3). Die Exodermis erscheint pilzfrei, die Rhizodermis braun und vielfach zerdrückt. Sind Rhizodermiszellen manchmal noch gut erhalten, dann kann man ihre verdickten Außenwände erkennen, besonders häufig an jenen Zellen, über deren Radialwände dunkle Pilzhyphen hinziehen.

An der Basis jüngerer Wurzeln (D = 0,6 mm) werden im tetrarchen bis hexarchen Gefäßbündel schon Ansätze eines sekundären Dickenwachstums sichtbar, die entweder in der Ausbildung weniger, großlumiger Gefäße ihren Ausdruck finden oder nur in Teilungen der Parenchymzellen innerhalb von jeder Phloemgruppe. Die Endodermis besteht aus unverkorkten und aus verkorkten Zellen: letztere liegen vor allem unter den Harzgängen, die in Einzahl über jedem Phloem ausgebildet sind. Taf. I, Fig. 1 zeigt zwei dieser Sekretgänge, einen von 4, einen von 7 Zellen begrenzt. Die Exodermis ist verkorkt und, ähnlich wie bei Solidago, fallen an ihr Zellen mit einer dicken, gelblichen Kappe auf. Von der Rhizodermis sind nur Reste vorhanden. — An anderen Wurzeln ähnlicher Dicke hat sich durch tangentiale Teilungen der subexodermalen Zellreihe schon ein peripherer Kork gebildet; seine regelmäßige Ausbildung erscheint an manchen Stellen dadurch gestört, daß in einer verpilzten und wohl abgestorbenen, subexodermalen Zelle die Teilungen unterblieben sind (Taf. I, Fig. 2).

Die weitere Entwicklung geht dahin, daß der Raum zwischen den primären Xylemstrahlen von sekundären Gefäßen und dickwandigen Holzzellen zur Gänze erfüllt wird und schließlich ein kompakter, nahezu kreisrunder Holzkörper entsteht. Durch dieses Dickenwachstum wird die Endodermis zerdrückt; auch Harzgänge sind kaum sichtbar. Die Zahl der Rindenzellreihen schwankt zwischen 6 und 15. Verschieden mächtig ist auch die exogene Korkschicht, die an einer 1,5 mm dicken Wurzel 6—7 Zellreihen, an einer anderen bis zu 10 Reihen zählte.

Erigeron neglectus A. Kerner.

Fundort: Höhenweg zur Sudetendeutschen Hütte (Granatspitzgruppe).

Das Übersehene Berufskraut kommt auf flachgründigem, felsigem Boden vor, auf Rasenbändern und steinigen Weiden, bodenvag. – Es besitzt einen walzenförmigen, knotigen Wurzelstock.

An der Spitze (D = 0,13 mm) ist das Gefäßbündel diarch, die Endodermis teils primär, teils sekundär. Zwischen ihr und der verkorkten Exodermis liegen nur 3 Rindenparenchymschichten, deren mittlere die größten Zellen besitzt. Diese großen Zellen waren mit Verdauungsklumpen erfüllt, während in der äußeren Zellschicht und in den Interzellularen vereinzelte Hyphen verliefen. Die Rhizodermis ist großzellig und hat braunen Inhalt.

An einer etwas älteren, triarchen Wurzel (D = 0,3 mm) ist der vierseitige Harzgang über jedem Phloem schon gut ausgebildet. Im äußeren Rindenteil finden sich wieder zahlreiche, meist interzelluläre Pilzhyphen, selten auch Vesikeln, deren Inhalt sich mit

Sudan III intensiv rot färbt und deren terminale Entwicklung besonders an einem Längsschnitt deutlich wird (Taf. I, Fig. 3). In der Subexodermis treten vereinzelte Zellteilungen auf, die Exodermis ist verkorkt, die Zellen der Rhizodermis haben dunkelbraunen Inhalt, etwas verdickte Außenwände und an ihrer Oberfläche zahlreiche Pilzhyphen.

An der Wurzelbasis (D = 0,8 mm) hat sich im Zentralzylinder schon reichlich sekundäres Holz gebildet, so daß der ursprünglich tetrarche Bau kaum erkennbar ist. In der Endodermis wechseln spärliche primäre Zellen mit zahlreichen sekundären, und häufig sind beide Arten durch radiale Wände geteilt; dabei erhält die Teilungswand der primären Zelle den Casparyschen Streifen, in den ringsum verkorkten Zellen entstehen nur Stützwände ohne diesen. Auch in den übrigen Rindenzellen (einschließlich der die Harzgänge begrenzenden Zellen) fällt das häufige Auftreten oft recht unregelmäßig angelegter Teilungswände auf (Taf. II, Fig. 4), wovon nur manche, mit Pilzresten erfüllte Zellen, noch ausgenommen sind. Der subexodermale Kork weist 2—4 Zellreihen auf. Über ihm sind die verkorkten Zellen der Exodermis und bisweilen Reste der Rhizodermis sichtbar.

Erigeron uniflorus L.

Fundorte: a) auf Silikatschutt unterhalb des Hannoverhauses (Ankogelgruppe), b) Trittkopfscharte (Arlberggebiet).

Das Einblütige Berufskraut wächst an grasigen, humösen, steinigen Hängen, auf Schuttfluren und Moränen; mit Vorliebe auf kalkfreiem Boden.

Der Bau der Wurzeln entspricht dem der vorigen Art. Auch hier finden wir die Endodermiszellen unter den Harzgängen verkorkt, sonst meist primär, die jungen Wurzeln von 0,2 bis 0,4 mm Dicke stark verpilzt. Besonders regelmäßig kann die erste Tangentialwand in den Subexodermiszellen auftreten und einen nahezu geschlossenen Kreis bilden.

Inuleae

Antennaria dioeca (L.) Gaertn.

Fundorte: a) Wiese am Kapall (Arlberggebiet), b) sonniger Hang oberhalb des Pordoijoches (Südtirol), c) trockener Wald im Rosaliengebirge.

Das Gemeine Katzenpfötchen kommt verbreitet und häufig auf Heiden, in lichten, trockenen Wäldern, auf Magermatten und an sonnigen Hängen vor, es meidet feuchte und nährstoffreiche Böden. – Die braunen, wenig verzweigten Beiwurzeln entspringen einem gegliederten, horizontal kriechenden Erdsproß.

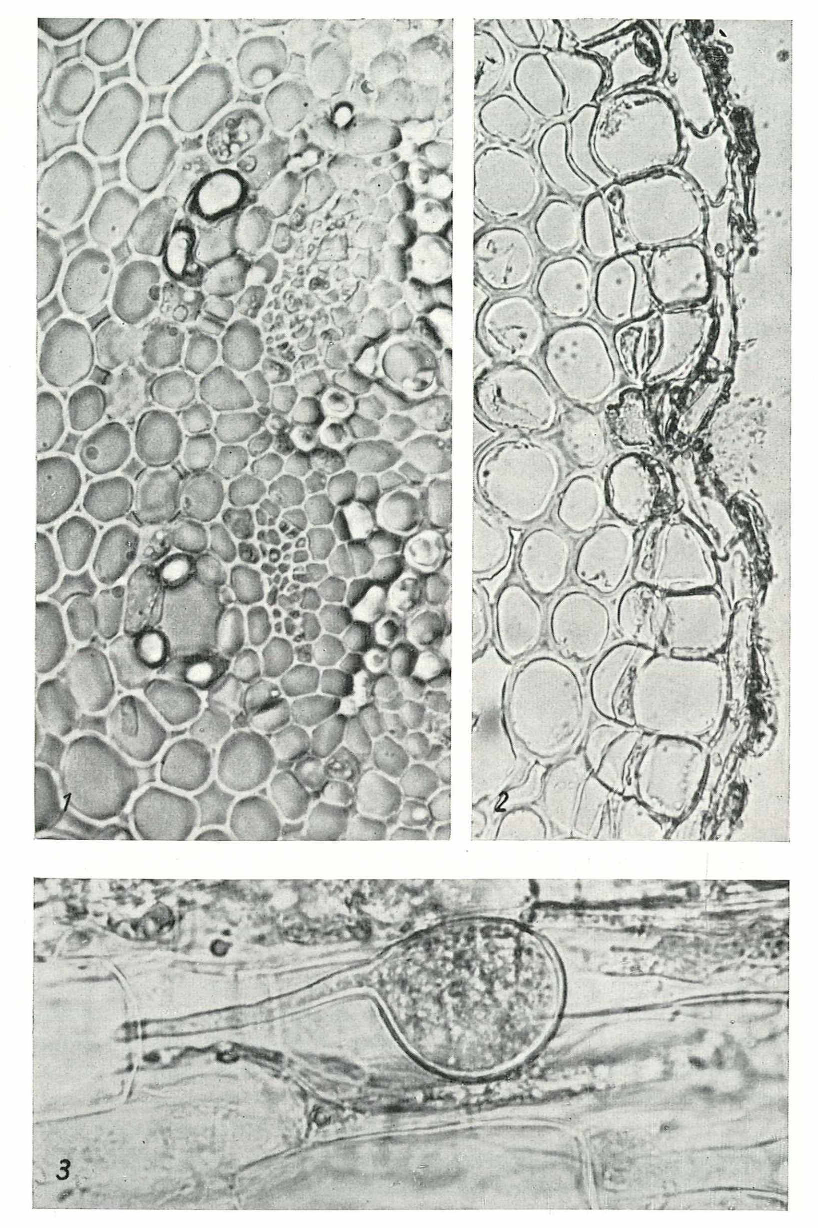


Fig. 1. *Aster alpinus*. Querschnitt durch eine 0,6 mm dicke Wurzel; über den beiden Phloemteilen liegt je ein endodermaler Harzgang. — Fig. 2. *Aster alpinus*. Unter der Exodermis einer 0,8 mm dicken Wurzel hat sich exogener Kork gebildet, dessen Regelmäßigkeit an einer Stelle unterbrochen ist. — Fig. 3. *Erigeron neglectus*. Längsschnitt durch eine 0,3 mm dicke Wurzel; terminale interzelluläre Vesikel im äußeren Rindenteil.

Die Wurzel ist an der Spitze (D = 0,23 mm) diarch, besitzt eine sekundäre Endodermis und Harzgänge, die in Dreizahl über jedem Phloem auftreten, sich aber in Form und Größe noch kaum von den übrigen Interzellularen der Rinde unterscheiden. Zahlreiche Pilzhyphen durchziehen die äußeren Rindenparenchymzellen (Taf. II, Fig. 5). In den unverpilzten Zellen kann man eine schräggekreuzte Wandstruktur erkennen; sie steht mit der Tüpfelbildung in Zusammenhang und findet sich bei allen untersuchten Compositenwurzeln an den Längswänden des Rindenparenchyms. Über der Exodermis liegt die zusammengedrückte Schicht dunkelbrauner Rhizodermiszellen, die nur selten von höheren Zellen mit verdickten Außenwänden unterbrochen ist. Dieser Dimorphismus der Rhizodermiszellen, der schon von FREIDENFELT (1900, p. 223) und wieder von KIVENHEIMO (1947, S. 95) an *Antennaria dioeca* beobachtet worden war, zeigte sich an einer Pflanze vom Standort c) besonders deutlich (Abb. 3).

Die unter der dickwandigen Rhizodermis liegenden Exodermiszellen scheinen früh abzusterben und dann treten in den subexodermalen Zellen Teilungen auf.

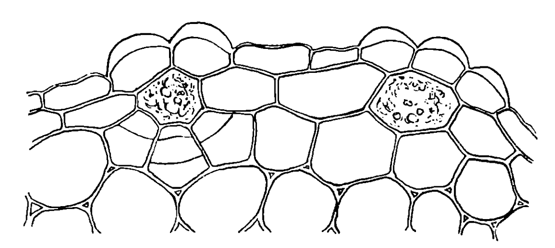


Abb. 3. *Antennaria dioeca*. Querschnitt durch eine 0,5 mm dicke Wurzel. Über bestimmten Exodermiszellen sind die Außenwände der Rhizodermiszellen verdickt, unter ihnen können wundkorkartige Teilungen auftreten.

An der Basis (D = 0,5 bis 0,7 mm) zeigen die untersuchten Wurzeln meist noch primären, drei- oder vierstrahligen Gefäßbündelbau. Die Endodermiszellen sind verkorkt; die Harzgänge, 3—5 über jedem Phloem, sind in der Regel vierseitig, können aber durch Auseinanderweichen weiterer Zellen auch in die nächstäußere Rindenschicht eindringen.

Die Exodermis setzt sich aus größeren, braunwandigen Zellen zusammen; sie wird von dunkelbraunen, zerdrückten Rhizodermiszellen bedeckt, zwischen denen nur die dickwandigen Zellen etwas hervortreten.

Antennaria carpatica (Wahlenb.) Bluff et Fingerh.

Fundorte: a) Wiese unter der Ulmerhütte (Arlberggebiet), b) Gipfelbereich des Hochschwab.

Das Karpaten-Katzenpfötchen kommt auf Matten (Curvuletum, Semperviretum), an steinigen, grasigen Abhängen vor. – Vom mehrköpfigen, schiefen Wurzelstock entspringen wenig verzweigte, braune Beiwurzeln.

An der Wurzelspitze (D = 0,3 mm) ist das Gefäßbündel diarch, die Rinde stark verpilzt; es finden sich inter- und intrazelluläre Hyphen und vereinzelt auch Vesikeln. Die Exodermis ist unverpilzt, die Zellen der Rhizodermis sind fast durchwegs an den Außenwänden verdickt, ihr Inhalt ist dunkelbraun.

An der Basis geführte Querschnitte (D = 0,9 bis 1,0 mm) zeigen meist pentarchen Zentralzylinder, der in jüngeren Wurzeln noch zur Gänze primär ist, während sich in älteren ein kompakter, rundlicher Holzkörper entwickelt hat. Die Endodermiszellen sind verkorkt, teils zerdrückt; über jeder Phloemgruppe liegen 3—5 Harzgänge. An der Rinde läßt sich ein radialkonzentrischer Innenteil unterscheiden. Außenkork tritt nicht auf. Die Wurzel wird durch die braune Schicht zerdrückter Rhizodermiszellen mit ihren verschieden dicken Außenwänden abgeschlossen.

Gnaphalium supinum L.

Fundort: Schneetälchen auf Silikatböden verschiedenster Gebiete.

Das Zwerg-Ruhrkraut wächst in Schneetälchen, auf humösen Triften und Moränenböden. – Der dünne Wurzelstock trägt zahlreiche hellbraune Beiwurzeln.

An der Basis (D = 0,5 mm) ist das Gefäßbündel tri- oder pentarch; die Endodermiszellen sind nur über dem Phloem verkorkt und oft nur dort nochmals tangential geteilt, wobei 3—5 Harzgänge zwischen den Teilungsprodukten liegen. Gelegentlich kann das Sekret auch in Interzellularräumen auftreten, die eine oder mehrere radialkonzentrische Reihen weiter außen liegen. Die peripheren Rindenzellreihen werden von inter- und intrazellulären Pilzhyphen durchzogen, die auch Vesikeln bilden. Die Exodermis ist verkorkt, ein Außenkork fehlt. Selten sind noch Reste der Rhizodermis vorhanden, auch mit dickeren Außenwänden.

Leontopodium alpinum Cass.

Fundorte: a) Felswand unter Hannoverhaus (Ankogelgruppe), b) Wiese bei Stüdlhütte (Glocknergruppe), c) aus dem Schweizer Nationalpark, d) Schutthalde am Piz Boe (Südtirol).

Das Edelweiß wächst auf sonnigen Grasbändern, berasten Geröllhalden und in Felsspalten, mit Vorliebe auf Kalk. – Vom dunklen Wurzelstock entspringen zahlreiche, dünne, kaum verzweigte Beiwurzeln.

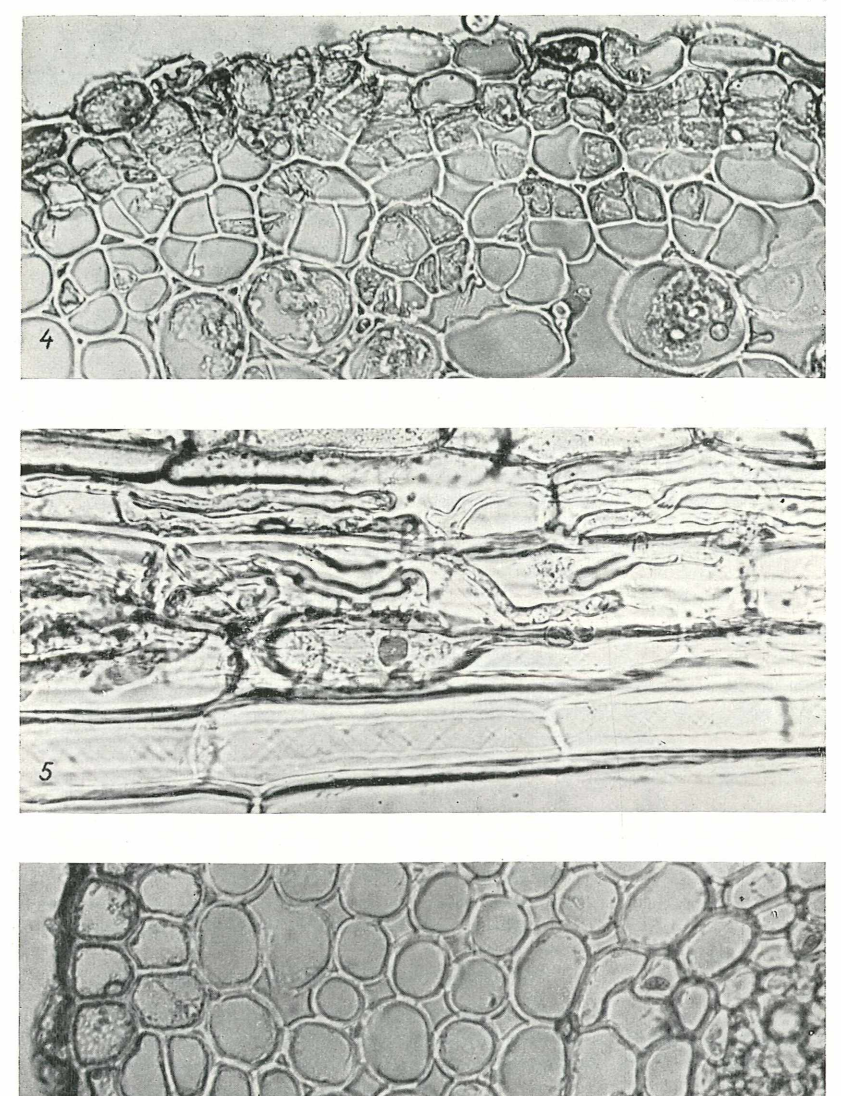


Fig. 4. *Erigeron neglectus*. Peripherer Teil einer 0,8 mm dicken Wurzel im Querschnitt. Unter der Exodermis beginnende Korkbildung und anschließend unregelmäßig gekammerte Rindenparenchymzellen. — Fig. 5. *Antennaria dioeca*. Längsschnitt durch eine 0,23 mm dicke Wurzel; zahlreiche Pilzhyphen im äußeren Rindenteil, und Membranstruktur an den inneren, unverpilzten Zellen sichtbar. — Fig. 6. *Achillea oxyloba*. Querschnitt durch eine Wurzel von 0,65 mm Dicke; über dem Phloemteil liegt eine Gruppe von 2 Harzgängen.

Der basale Durchmesser der Wurzeln mißt 0,5 bis 0,6 mm, der Zentralzylinder ist tri- oder tetrarch; seine Holzelemente sind stark verdickt und zu einem kompakten Holzkörper vereinigt. Die 3—5 (6) Harzgänge über jedem Phloem treten nicht deutlich hervor. Der Bau der Rinde erscheint kompakter, ihre Zellwände dicker, die Interzellularen kleiner. Es sind keine Zellteilungen sichtbar, auch nicht unter Exodermiszellen mit verdickten Außenwänden. In manchen Rhizodermiszellen verlaufen Pilzhyphen.

Anthemideae

Aus der Gattung *Achillea* wurden folgende Arten untersucht:

Achillea atrata L.

Fundorte: a) Rand eines Bachbettes unterhalb des Schindlergipfels, b) auf Kalkschutt zwischen Kapall und Ulmerhütte (beides Arlberggebiet).

Die Schwarze Schafgarbe wächst auf durchfeuchtetem Kalkschutt, auf Moränen, an Quellen und Bächen. – Aus dem langen, bisweilen weitkriechenden Wurzelstock entspringen zahlreiche, dunkle Beiwurzeln.

Achillea moschata Wulf.

Fundorte: a) Großelendscharte, auf sonnigem Fels (Ankogelgruppe), b) Wiese unter den Maroiköpfen (Arlberggebiet).

Die Moschus-Schafgarbe wächst in trockenen Felsritzen, auf Moränen, trockenen Magerwiesen, Weiden; nur auf kalkarmem Gestein. – Die Grundachse ist ein ästiger, meist weit kriechender Wurzelstock.

Achillea Clavenae L.

Fundorte: a) Geierwände bei Schluderbach (Südtirol), b) auf Kalkschutt über Pordoijoch, c) Anstieg zum Piz Boe (beides Südtirol).

Die Weiße Schafgarbe wächst an Kalkfelsen, seltener im Felsschutt und auf steinigen Weiden der östlichen und südlichen Kalkalpen. – Der Wurzelstock ist holzig, kurzästig, mehrköpfig.

Achillea oxyloba (DC) F. Schultz.

Fundort: Aufstieg zum Monte Piano (Südtirol).

Die Dolomiten-Schafgarbe wächst auf steinigen Matten, an Felsen und im Felsschutt der südlichen Kalkalpen zwischen 1600 – 2500 m. – Die Grundachse ist reichästig, rasenbildend.

Achillea tomentosa L.

Fundort: Trockenwiese oberhalb Mals (Südtirol).

Die Gelbe Schafgarbe wächst auf sonnigen, trockenen Abhängen, auf offenem Kies-, Sand- und Lößboden, an Mauern und Felsen. – Der Wurzelstock ist kurz, mehrköpfig.

An der Wurzelspitze unterscheiden sich die einzelnen Arten nur unwesentlich: Bei einer Dicke von 0,2 bis 0,3 mm ist das Gefäßbündel diarch, die meisten oder alle Endodermiszellen sind verkorkt. Bei *A. atrata* und *A. oxyloba* liegen 1 oder 2 Harzgänge über jedem Phloem, bei den übrigen Arten sind es meist 2—4. Von den wenigen Rindenparenchymzellreihen, die zwischen Exodermis und Endodermis liegen, sind die beiden äußeren gewöhnlich verpilzt: in der subexodermalen Zellreihe und in den anschließenden Interzellularen wachsen dickwandige Hyphen (Abb. 1), in den Zellen der inneren Schicht sind Bäumchen oder deren Verdauungsprodukte sichtbar. Manche Exodermis weist Zellen mit kappenartiger Verdickung auf; die Rhizodermiszellen sind meist braun, gelegentlich mit verdickten Außenwänden, oder zerdrückt.

Gegen die Basis zu können die einzelnen Arten in ihrem Bau merklich divergieren.

Achillea atrata hat an der Basis (D = 0,5 bis 0,7 mm) ein tri- oder tetrarches Bündel, dessen Holzteil nur aus primären Xylemstrahlen bestehen, oder durch Ausbildung sekundärer Elemente sehr kompakt sein kann. Die Endodermis ist an Wurzeln mit primärem Bündelbau nur zum Teil verkorkt, wobei keinerlei Beziehung der Lage ihrer verkorkten Zellen zu den Harzgängen besteht, bei Wurzeln mit sekundären Elementen ist sie zur Gänze verkorkt; auch radiale Teilungswände mit oder ohne Casparyschen Streifen sind nicht selten. Meist liegt nur ein Harzgang über jedem Phloem. Die Rindenzellen können bis weit ins Innere braungelb gefärbt sein, vereinzelte tangentiale Teilungen treten in der subexodermalen Schicht auf. Manche Exodermiszellen sind kurzzellenartig verdickt. Ist die Rhizodermis noch erhalten, dann hat sie dunkelbraunen Inhalt, gelegentlich finden sich in ihren Zellen auch Pilzhyphen. In der Regel aber sind die äußeren Zellreihen metadermisiert (Mager 1932) und zum Teil schon abgelöst.

Ähnlich gebaut sind die Wurzeln von ***Achillea oxyloba***. Hier liegen die Harzgänge in Ein- bis Zweizahl über den Phloemgruppen (Taf. II, Fig. 6), in der Subexodermis können Tangentialteilungen fehlen, nur selten oder aber zahlreich auftreten. Körniger oder kugeliger Inhalt erfüllt die Exodermiszellen, manche ihrer Außenwände sind verdickt. Ein schwacher Dimorphismus der Rhizodermiszellen ist auch in Taf. II, Fig. 6, sichtbar.

An der Wurzelbasis von ***Achillea moschata*** (D = 0,7 mm) ist die Endodermis nahezu geschlossen verkorkt; über jedem Phloemteil des ursprünglich tri- oder tetrarchen Gefäßbündels sind 3—4

endodermale Harzgänge ausgebildet. Verschiedenartige Teilungswände treten vor allem in der Innenrinde auf und außerdem werden die Zellen der Subexodermis manchmal von einer fast durchlaufenden Tangentialwand geteilt. Die Rhizodermis erscheint als braune Kruste, in der sich stellenweise eine Reihe dichtgelagerter, rundlicher brauner Gebilde erkennen und wohl als Querschnitte längsverlaufender Pilzhyphen ansprechen lassen.

Die Wurzeln von ***Achillea Clavenae*** haben an der Basis (D = 0,7 bis 0,9 mm) ebenfalls ein tri- oder tetrarches Bündel mit vielen sekundären, verdickten Elementen. Die Endodermiszellen sind größtenteils verkorkt, vereinzelt durch eine Radialwand geteilt, und über den Phloemgruppen liegen je 2—4 Harzgänge. Bei starker Dickenzunahme des Zentralzylinders werden sowohl die Endodermiszellen als auch die Harzgänge zerdrückt und undeutlich sichtbar. Die Parenchymzellen der Rinde sind rundlich, haben eine etwas dickere Membran und selten eine Teilungswand. Ziemlich regelmäßig treten 1—2 tangentiale Wände in der Subexodermis auf, die in älteren Wurzeln zahlreicher werden können; an einer Wurzel von 0,9 mm Dicke waren es 4—5 verkorkte und 2—3 unverkorkte radialkonzentrische Zellreihen. Der Inhalt der Exodermiszellen ist meist hellbraun, zwischendurch liegen Zellen mit verdickten Außenwänden. Die Rhizodermis ist entweder als braune Kruste vorhanden oder sie besteht aus Zellen mit verdickten Außenwänden, die sich nach Art der Metadermbildung voneinander abzulösen beginnen.

Bei der nichtalpinen Art ***Achillea tomentosa*** ist der periphere Kork in besonders schöner und regelmäßiger Weise ausgebildet. Der Zentralzylinder zeigt starke Verholzung und auch im Bastteil liegen verdickte, mechanische Elemente.

Chrysanthemum alpinum L.

Fundorte: a) sonniger Hang zwischen Urgesteinsblöcken am Galzig (Arlberggebiet), b) Geröllhalde oberhalb der Saarbrückerhütte (Silvretta).

Die Alpen-Wucherblume wächst auf kurzrasigen Alpenmatten (besonders im Curvuletum und in Schneetälchen), an Felsen, auf Geröll und Schutt u. a.; auf kalkarmem Gestein. — Der Wurzelstock ist walzenförmig, ästig, vielköpfig.

An der Spitze bietet die Wurzel das gewohnte Bild einer primären, diarchen Wurzel, bei der in den beiden äußeren, subexodermalen Schichten inter- und intrazelluläre Pilzhyphen auftreten.

An der Basis (D = 0,7 mm) ist die Wurzel triarch mit wenigen sekundären Gefäßen und 2—4 Harzgängen über den Phloemteilen.

Die Endodermiszellen sind teils primär, teils sekundär, selten auch geteilt. Die Rinde setzt sich aus rundlichen, etwas dickwandigen Zellen zusammen, die in den inneren Reihen radiale Stützwände aufweisen können. Meist sind auch die subexodermalen Zellen durch eine fast zusammenhängende tangentiale Wand geteilt. Die Exodermis ist braun gefärbt, verkorkt und, wie auch die Rhizodermis, vielfach stark zerdrückt. —

Aus der Gattung *Artemisia* wurden die beiden alpinen Arten *Artemisia Genipi* und *Artemisia laxa* untersucht und mit einigen nichtalpinen Arten (*A. maritima, A. campestris, A. Austriaca* und *A. Pančićii*) verglichen.

Artemisia Genipi Web.

Fundort: Felsen beim Defreggerhaus (Venedigergruppe).

Die Schwarze Edelraute wächst auf Gipfelfelsen, Gehänge- und Moränenschutt, auf kalkarmem Gestein und Kieselkalk. – Die untersuchte Pflanze besaß eine gut entwickelte Pfahlwurzel, doch auch kräftige, vom Stämmchen entspringende Beiwurzeln.

An der Spitze einer solchen Beiwurzel (D = 0,15 mm) verlaufen die Gefäße als zusammenhängende Platte quer durch den Zentralzylinder, die Endodermis ist verkorkt und phloemwärts ist je ein — undeutlicher — Harzgang ausgebildet. Von den anschließenden 3 Rindenparenchymreihen sind die Zellen der beiden inneren, radialkonzentrischen Reihen durch eine schräge Wand, die großen Zellen der Subexodermis durch 1—2 tangentiale Wände geteilt; die Korkbildung beginnt also hier sehr früh. Auch die Exodermiszellen sind verkorkt und vereinzelt mit dickeren Außenwänden versehen, die Rhizodermiszellen sind hell und dünnwandig. — Diese auffallenden schrägen Teilungswände der inneren Zellreihen traten aber selten auf, meist hatten sich nur die subexodermalen Zellen geteilt.

Der Außenkork kann sich schon in jungen Wurzeln (z. B. von 0,32 mm Dicke) zu ungewohnter Mächtigkeit entwickeln und 6—8 Reihen umfassen (Abb. 4).

An der Basis ist das Gefäßbündel triarch mit sekundären Holz- und Bastelementen, Harzgänge sind kaum sichtbar. In der Rinde zeigt sich die Tendenz zur Bildung größerer Interzellularräume.

Besonders gut entwickelt war der Außenkork an der Hauptwurzel, wo er an der Basis (D = 0,6 mm) einer jüngeren Wurzel 10 Reihen, an der einer älteren Wurzel bis zu 15 Reihen breit war,

was den **mächtigsten Korkbelag** der hier untersuchten Pflanzen darstellt.

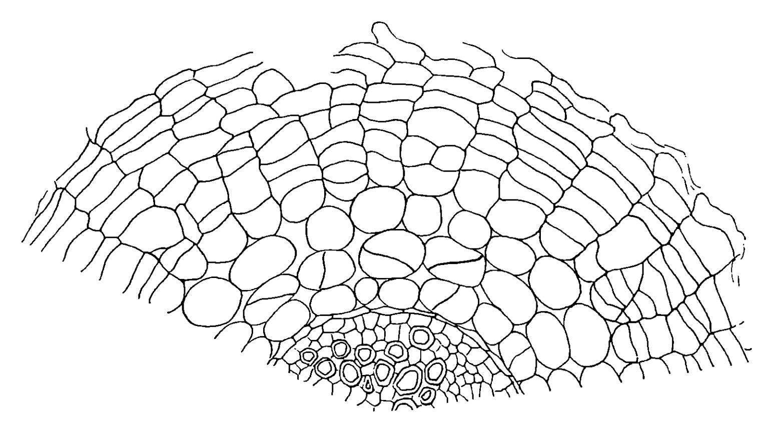


Abb. 4. *Artemisia Genipi.* Korkbildung an einer Wurzel von 0,32 mm Dicke.

Artemisia laxa (Lam.) Fritsch.

Fundort: Gipfel des Kleinen Ankogels.

Die Echte Edelraute wächst auf schwach sauren bis neutralen Fels- und Schuttböden, besonders an Gipfelfelsen und auf frischen Moränen. – Die Pflanze hat einen kräftigen Wurzelstock.

Die Wurzeln sind der vorigen Art ähnlich; der Holzteil ist stark entwickelt und nahezu kreisrund, der Außenkork besteht aus zahlreichen (bis zu 12) Zellreihen (vgl. LUHAN 1955, Fig. 3). Die Rindenparenchymzellen können sich weitgehend voneinander lösen und größere Interzellularen bilden.

Dieses interzellularenreiche Rindengewebe findet sich besonders schön bei ***Artemisia maritima*** L. (Fundort Neusiedler See, vgl. WENDELBERGER 1950), wo radspeichenartig angeordnete Zellreihen große Hohlräume begrenzen. Der Außenkork erreicht auch in diesem feuchten Boden eine Dicke von 5—6 Zellreihen.

Eine eigenartige Ausbildung zeigt der Kork bei ***Artemisia campestris*** L.; hier wechseln dünnwandige, verkorkte Zellen mit dickwandigen, verholzten unregelmäßig ab (Abb. 5). Darüber liegen Reste der Exodermis.

An Wurzeln von ***Artemisia Austriaca*** Jacquin ist folgender Bau der äußeren Schichten bemerkenswert: Zwischen den gewöhnlichen, dünnwandigen Exodermiszellen liegen (an diesem Querschnitt von

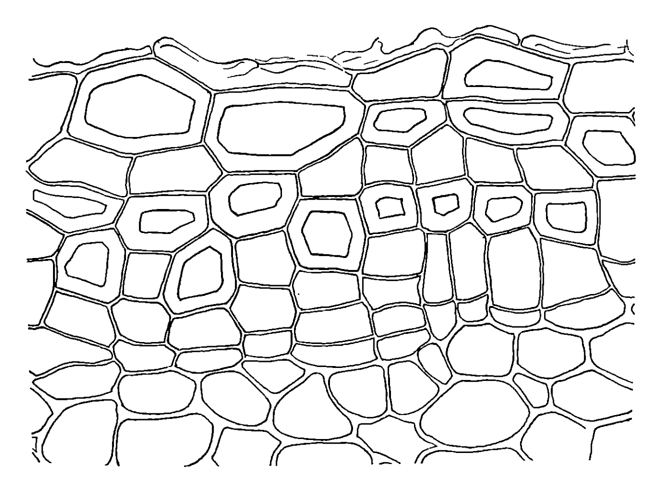


Abb. 5. *Artemisia campestris*. Querschnitt durch den Außenkork einer 2 mm dicken Wurzel. Wechselweise Lagerung dünnwandiger, verkorkter und allseits verdickter, verholzter Zellen.

0,8 mm Dicke sind es zwei) etwas größere Zellen mit mächtig verdickter, geschichteter, gelblicher Außenwand (Abb. 6). Darunter sind jeweils 1—3 Zellen der Subexodermis mit dunklem Inhalt erfüllt und wohl tot. Durch den Ausfall einer tangentialen Teilung in ihnen ist die regelmäßige, dreireihige Korkschicht hier gestört. Sie kann durch Teilung und Verkorkung der nächstinneren Rindenschicht ergänzt werden.

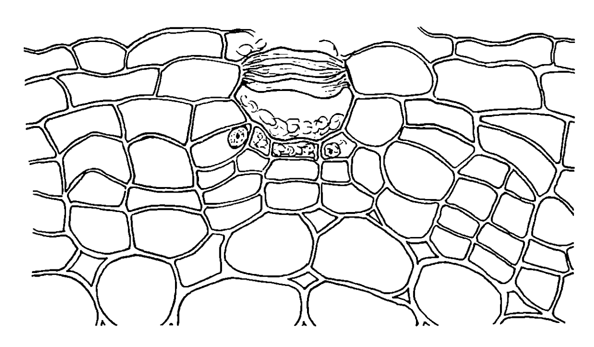


Abb. 6. *Artemisia Austriaca*. Querschnitt durch 0,8 mm dicke Wurzel. Exodermiszelle mit mächtig verdickter und tangential geschichteter Außenwand, darunter etwas gestörte Korkbildung.

Bei ***Artemisia Pančićii*** Ronn. liegen — meist nur an jüngeren Wurzeln deutlich sichtbar — unter der weitlumigen Exodermis eine bis mehrere Zellreihen, die unverkorkt, doch an den Außen- und bisweilen auch an den Radialwänden stark verdickt sind (Taf. III, Fig. 7). Diese Wandverdickungen lassen eine zarte tangentiale Schichtung erkennen und färben sich mit Phlorogluzin und Salzsäure intensiv rot, erscheinen also verholzt. Nach innen zu schließen einige dünnwandige Außenkorkreihen an und an diese die weiteren Rindenparenchymzellen. Es wäre hervorzuheben, daß hier der Kork nicht aus der Subexodermis, sondern aus 1—2 weiter innen gelegenen Rindenschichten hervorgeht.

Die vier letztgenannten Arten gehören nicht der alpinen, sondern der pannonischen Flora an. Ich glaubte, die anatomischen Eigentümlichkeiten, die sich bei den alpinen Arten nicht finden, im Rahmen der vorliegenden Arbeit erwähnen zu dürfen.

Senecioneae

Senecio Doronicum L.

Fundort: Pordoijoch (Südtirol).

Das Gemswurz-Kreuzkraut wächst in fast gefestigtem Felsschutt, auf locker berasten Böden, an sonnigen Steilhängen, auf steinigen Matten, an Felsen. – Die Pflanze gleicht in ihrer Wuchsform den *Doronicum*-Arten; vom kurzen Wurzelstock entspringen in großer Zahl braune, dickliche Wurzeln.

An der Wurzelspitze (D = 0,2 mm) ist das Gefäßbündel diarch, die Endodermis primär und über jedem Phloem sind je 2—3 Harzgänge in Ausbildung. Die innere der beiden Rindenparenchymreihen hat größere Zellen und ist von klumpigen Endprodukten einer bäumchenbildenden Mykorrhiza erfüllt, die Interzellularen und die kleineren subexodermalen Zellen sind von Pilzhyphen durchzogen. — An anderen jungen Wurzeln traten mehr inter- und intrazelluläre Vesikeln von 32—40 μ Dicke auf, was der durchschnittlichen Breite größerer Rindenzellen entspricht. Oft liegen noch dunkelbraune Hyphen in und auf den Zellen der Rhizodermis; vereinzelt sind auch Wurzelhaare vorhanden.

An der Basis (D = 1,3 mm) ist das Gefäßbündel meist pentarch, mit zahlreichen sekundären Gefäßen und mechanischen Zellen im Mark, mit einer primären Endodermis und 5 Gruppen von je 1—3 Harzgängen. Die Rindenzellen sind dickwandig, in großer Zahl vorhanden und nicht durch Querwände geteilt. Manche der verkorkten Exodermiszellen zeigen helle Kappen und auch die Rhizodermiszellen haben teils dickere, sonst dünne Außenwände.

Senecio carniolicus Willd.

Fundorte: a) Felsen beim Maiensee, b) Grashang unter dem Maroikopf (beides Arlberggebiet).

Das Krainer Kreuzkraut wächst in Trockenrasen (namentlich in Curvuleten), auf Gesteinsgrus, Gletschermoränen, in Felsspalten; es ist kalkmeidend. – Die Pflanze besitzt eine kurze, ästige Grundachse.

Der Querschnitt gleicht an der Spitze, auch was die Verpilzung betrifft, der vorigen Art, nach der Basis zu ergeben sich geringe Unterschiede: Bei einer Dicke von 1—2 mm ist das Gefäßbündel tri- bis pentarch, mit mehr oder wenigen sekundären Gefäßelementen und verdickten Markzellen. Die Endodermis bleibt dauernd primär, ihre Zellen sind häufig unter den Harzgängen, die in Gruppen von 3—5 aufzutreten pflegen, merklich höher und durch eine Radialwand geteilt. Manche Wurzeln haben auch in den Rindenzellen radiale Stützwände. In der Exodermis fallen Zellen auf, deren braungelber kugeliger Inhalt nur der Außenwand anliegt. Auf einem Längsschnitt zeigt sich, daß diese Zellen kürzer sind und immer zu zweit nebeneinanderliegen; sie dürften nachträglich geteilte Exodermiszellen sein und nicht echten Kurzzellen entsprechen (Abb. 7). Unter diesen Zellen können wieder Teilungen in der Subexodermis auftreten oder über ihnen die sonst dünnwandigen Rhizodermiszellen an den Außenwänden verdickt sein.

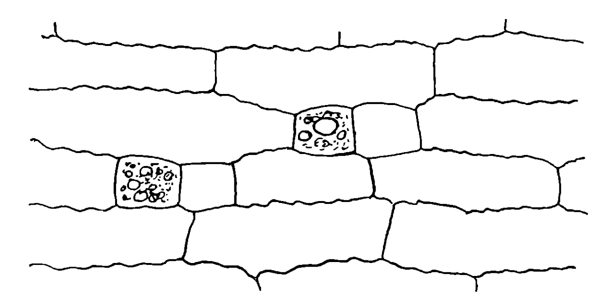


Abb. 7. Zellen der Exodermis von *Senecio carniolicus* an einem tangentialen Längsschnitt; von den beiden kürzeren Zellen hat nur eine andersgearteten Inhalt. Er ist widerstandsfähig gegen Eau de Javelle.

Senecio abrotanifolius L.

Fundorte: a) bewachsene Schutthalde am Piz Boe (Südtirol), b) Wiese ober Hochjochhospiz (Ötztaler Alpen).

Das Edelrautenblättrige Kreuzkraut bevorzugt trockene Triften, Gesteinsfluren, trockene, steinige Gebüsche; in der alpinen und oberen Voralpenstufe.

Die dünnen Beiwurzeln dieser Art haben an der Basis (D= 0,7 mm) ein tri- oder tetrarches Bündel mit sekundären Holz- und Bastelementen, die Endodermis ist primär, manchmal geteilt, und die Harzgänge liegen in 3—4 Zahl über jedem Phloem. Die Rindenzellen sind weniger verdickt und weniger zahlreich entwickelt. Besonders an jungen Wurzeln kann man neben den dünnwandigen, zerdrückten Rhizodermiszellen auch solche mit verdickten Außenwänden sehen, meist aber ohne deutlichen Zusammenhang mit andersgestalteten Exodermiszellen.

Doronicum grandiflorum Lam.

Fundorte: a) Bachbett unter Schindlerspitze, b) Geröllhalde ober der Ulmerhütte (beides Arlberggebiet).

Die Großblütige Gemswurz ist eine der häufigsten Besiedler des groben Kalkgerölls auf nicht stark bewegten Halden (Hess 1910). – Die Pflanze besitzt einen kräftigen, sympodialen Wurzelstock; aus ihm entspringen zahlreiche, fast unverzweigte, bis 2 mm dicke Befestigungswurzeln und vereinzelte, stark verzweigte Ernährungswurzeln.

An der Spitze dünner Seitenwurzeln (D = 0,25 mm) verlaufen die Gefäße als Platte quer durch den Zentralzylinder, über den Phloemgruppen liegen je 3 Harzgänge, die Endodermis ist primär. Von den folgenden drei Parenchymzellreihen ist die mittlere am größten und vollgepfropft mit Pilzverdauungsprodukten, während in den kleineren subexodermalen Zellen nur wenige, in den Interzellularen viele Pilzhyphen liegen. Dann folgen die Zellen der Exodermis und der Rhizodermis, letztere zum Teil mit verdickten Außenwänden.

An der Basis (D = 2 mm) ist das Gefäßbündel pentarch bis heptarch mit gut ausgebildeten kambialen Bögen unter den Phloemteilen und nur wenigen sekundären, größeren Gefäßen. Im Zusammenhang mit der Endodermis, welche hier durchwegs primär und nicht geteilt ist, haben sich über den Bastteilen je 3—5 Harzgänge entwickelt. Die mächtige Rinde besteht aus wenigen Innenrinden- und zahlreichen Außenrindenzellreihen. Die Wände der Exodermis sind verkorkt; die Rhizodermis ist meist noch gut erhalten, der Großteil ihrer Zellen besitzt verdickte Außenwände. Oft zeigt sich auch schwache Metadermbildung der äußersten Schichten.

Doronicum glaciale (Wulf.) Nym.

Fundorte: a) verwachsene Schutthalde unter Fanotscharte (Glocknergruppe), b) Porphyrhalde ober Pordoijoch (Südtirol).

Die Gletscher-Gemswurz wächst auf steinigem oder mager berastem Boden, in spät ausapernden Schneemulden, am Rand von Schneefeldern, an

Gletschermoränen, auf Blockhalden, auch in Fels- und Schuttspalten. Sie besitzt eine kräftige, walzenförmige Grundachse mit zahlreichen Beiwurzeln.

Die Wurzeln sind etwas zarter als die der vorigen Art, ihr Durchmesser beträgt an der Basis 1—1,5 mm. Der Zentralzylinder ist vier- oder fünfstrahlig, die sekundären Gefäße jedoch in größerer Zahl ausgebildet. Die primäre Endodermis ist oft geteilt und über ihr liegen phloemwärts je 3—5 Harzgänge; dabei können die Gänge auch in der nächstäußeren Zellschicht zu liegen kommen und sich somit von der Endodermis entfernen (Taf. III, Fig. 8). In der Innenrinde treten manchmal radiale Stützwände auf. Die Rhizodermis liegt teils als braune Kruste über der verkorkten Exodermis, teils sind ihre Zellen hell, haben verdickte Außenwände und beginnen sich voneinander zu lösen.

Homogyne alpina (L.) Cass.

Fundort: feuchte Wiesenstellen am Aufstieg zum Peischlkopf und zu den Maroiköpfen (Arlberggebiet).

Der Gemeine Alpenlattich wächst in Zwergstrauchheiden, an quelligen, moorigen Stellen, auf Wiesen und Matten, von der montanen bis in die nivale Stufe. – Pflanze mit schiefer, fast waagrecht kriechender, dünner Grundachse.

An der Spitze (D = 0,2 mm) durchziehen 5 aneinandergereihte Gefäße den Zentralzylinder. Die Endodermis ist teilweise oder ganz verkorkt; sie bildet mit der nächstfolgenden Rindenschicht über den Bastgruppen je 1 (bis 2) Harzgänge. Dann folgt eine Reihe großlumiger Zellen, in denen Arbuskeln oder deren verdaute Endprodukte liegen. In den Interzellularen und in den Zellen der subexodermalen Schicht verlaufen zahlreiche Pilzhyphen. Auch einige Wurzelhaare sind sichtbar.

An der Basis sind die Wurzeln durchschnittlich 1 mm dick, tetrarch oder pentarch, meist mit sternförmigem Xylem und Zellteilungen in den unverdickten Parenchymzellen des Zentralzylinders. Die Endodermis ist sekundär, über den Bastgruppen liegen 2—4, meist 3 Harzgänge. Die Rinde besteht aus gleichmäßigen, runden Zellen, die Exodermis ist verkorkt, die Rhizodermis mit ihren leicht verdickten, hellen Außenwänden beginnt sich abzulösen.

Arnica montana L.

Fundorte: a) Wirtshang (Arlberggebiet), b) humöser Wiesenhang ober Pordoijoch (Südtirol).

Die Arnika kommt häufig auf Magerwiesen (Nardeten, Curvuleten), in Heidelbeerbeständen, auf humösen bis sandigen Unterlagen vor; kalkmeidend. — Vom kurzen, dicken, schiefkriechenden Wurzelstock entspringen seilartige, nahezu unverzweigte Beiwurzeln.

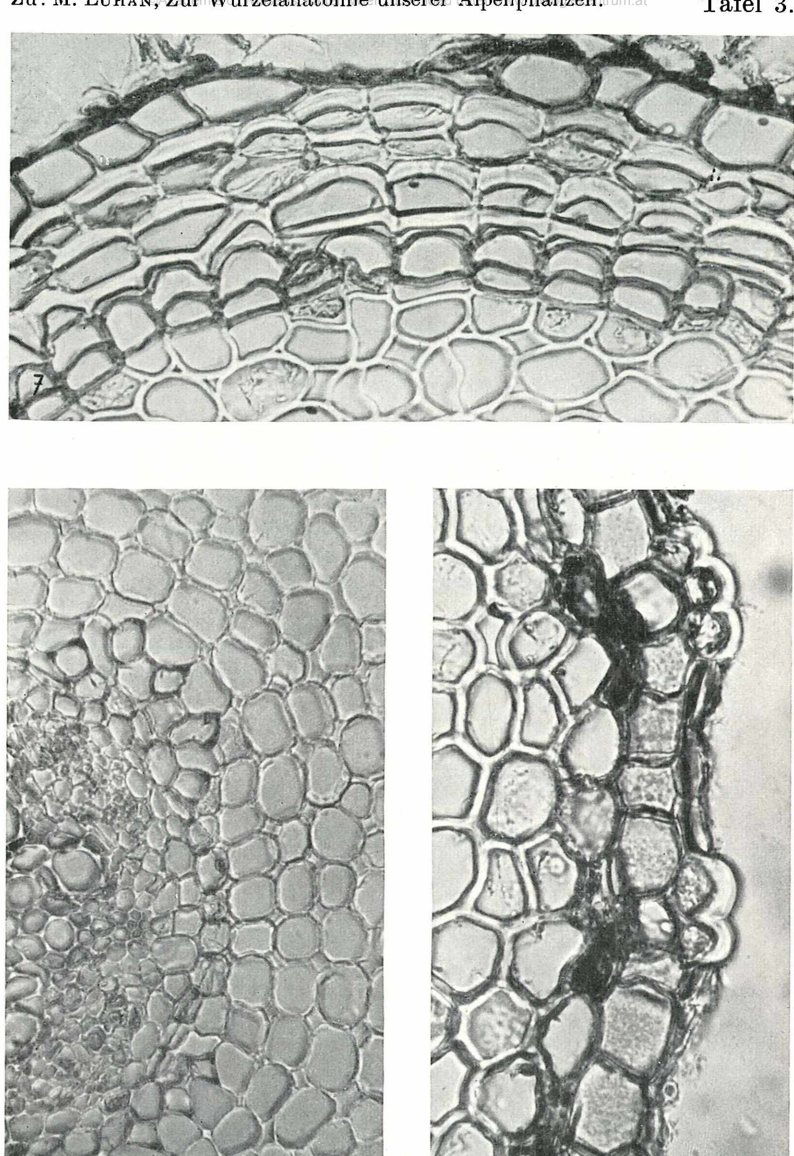


Fig. 7. *Artemisia Pančićii.* Querschnitt durch eine 0,45 mm dicke Wurzel; zwischen der großzelligen Exodermis und den (hier sind es 2) Korkreihen liegen eigenartig verdickte Zellen. — Fig. 8. *Doronicum glaciale* (D = 1,2 mm). Hier sieht man über der primären Endodermis 2 Gruppen von 5 bzw. 4 Harzgängen; einige von ihnen haben jedoch den Zusammenhang mit der Endodermis verloren und verlaufen in den nächstäußeren Interzellularen. — Fig. 9. *Arnica montana.* Dimorphismus der Rhizodermiszellen am Querschnitt durch eine 1 mm dicke Wurzel.

Die Wurzeln sind an der Spitze (D = 0,2 mm) stark verpilzt. Zahlreiche Hyphen verlaufen in den äußeren Interzellularen und bilden in den Zellen der nächstinneren Schicht Bäumchen aus. Auch in vereinzelten Exodermiszellen (deren Inneres sich mit Phlorogluzin und Salzsäure gelegentlich diffus rot färbt) sieht man Pilzhyphen und darüber Zellen mit verdickter Außenwand.

Der basale Durchmesser beträgt 1,0 bis 1,5 mm. An älteren Wurzeln sind die Zellen des Markes stark verdickt und verholzt, das vier- oder fünfstrahlige Gefäßbündel ist durch Ausbildung sekundärer Elemente vergrößert. Die Endodermis bleibt dauernd primär; 1—4 Harzgänge liegen über jedem Phloem und können durch Auseinanderweichen radialer Wände auch in äußere Rindenschichten hineinreichen (Abb. 8). Die den Gang begrenzenden Zellwände sind dünn, die übrigen Membranen der Rindenzellen, besonders gegen die Exodermis zu, mäßig bis stark verdickt. Ein Außenkork fehlt, wie auch bei den anderen Arten der Senicioneae. Der schon vielmals erwähnte Dimorphismus der Rhizodermiszellen war hier von allen untersuchten Wurzeln am deutlichsten ausgebildet (Taf. III, Fig. 9). An einem Längsschnitt zeigt sich, daß auch die Exodermis zweierlei Zellen aufweist. Zwischen längeren, verkorkten Zellen liegen in Abständen meist 2 kleinere unverkorkte Zellen, die durch Teilung einer großen

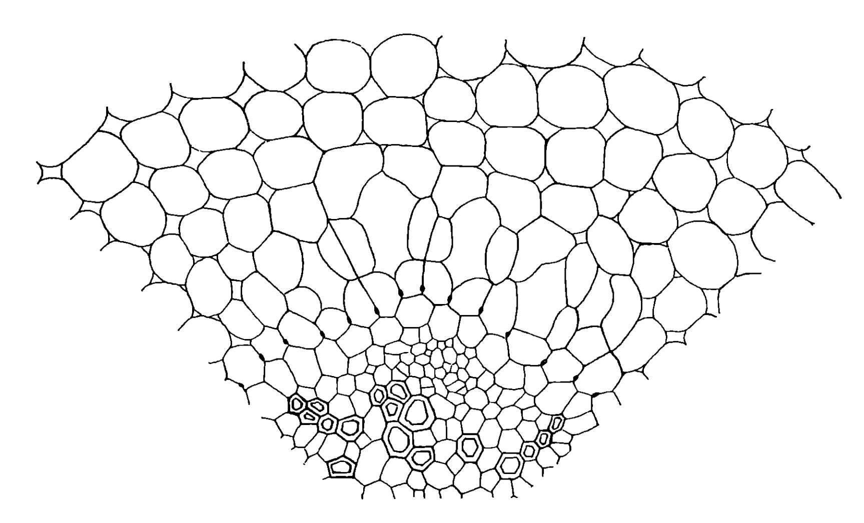


Abb. 8. *Arnica montana*. Querschnitt durch eine 1,0 mm dicke Wurzel; über der primären Endodermis liegen 4 in radialer Richtung erweiterte Harzgänge.

entstanden scheinen (vgl. *Senecio carniolicus*). Und nur über diesen kurzen Exodermiszellen, die oft mit braunem Inhalt erfüllt sind, liegen Zellen mit starken Wandverdickungen (Abb. 9, A, B), während alle übrigen Zellen der Rhizodermis braun und zerdrückt sind. Abb. 9, C, zeigt die Rhizodermis an einem Flächenschnitt; es hängt offenbar von der Form der Exodermiszelle ab, ob 2 oder 3 ihrer Längsreihen verdickt sind.

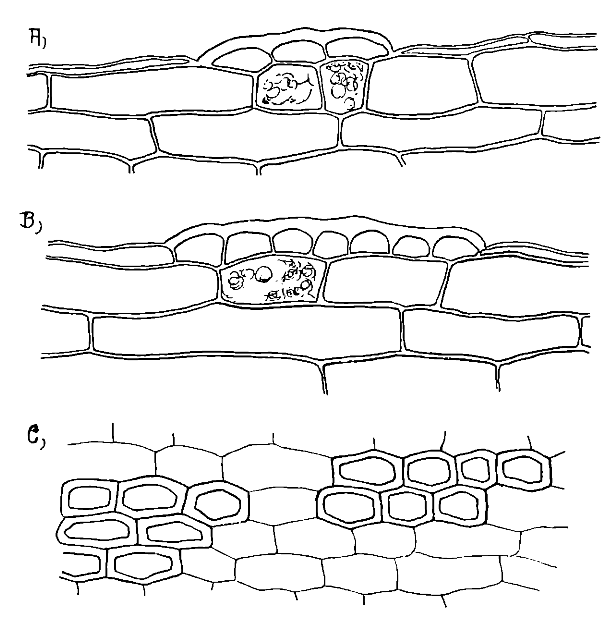


Abb. 9. *Arnica montana*. Die beiden Längsschnitte A, und B, zeigen an zwei verschiedenen Stellen der Wurzel den Dimorphismus der Rhizodermiszellen und unter den verdickten Zellen je 2 kürzere Exodermiszellen. In C, sieht man die Gruppen verdickter Rhizodermiszellen an einem Flächenschnitt.

Cynareae

Saussurea alpina (L.) DC.

Fundort: steiler Rasen unterhalb der Stüdlhütte (Glocknergruppe).

Die Echte Alpenscharte wächst in alpinen Rasengesellschaften, in Zwergstrauchheiden, in ruhendem Feinschutt und zwischen Felsblöcken, gern auf Rohhumus. – Vom walzenförmigen Wurzelstock gehen zahlreiche dunkle Wurzeln ab.

Carduus defloratus L.

Fundort: Wiese oberhalb der Lucknerhütte (Glocknergruppe).

Die Alpen-Distel wächst auf steinigen Halden, im Gesteinsschutt, auf Alluvionen, in ungedüngten, mehr offenen Rasengesellschaften; mit Vorliebe auf Kalk, doch auch auf Urgestein nicht fehlend.

Cirsium spinosissimum (L.) Scop.

Fundort: feuchter Grobschutt unter der Tschengleser Hochwand (Ortlergruppe).

Die Alpen-Kratzdistel wächst an feuchten, steinigen Orten, auf Weiden, an Bachufern, zwischen Felsblöcken, auf grobem und feinem Gesteinsschutt. – Von dem walzenförmigen, oft vielköpfigen Wurzelstock entspringen dicke, wenig verzweigte Wurzeln.

Diese drei Arten sind in bezug auf den Bau ihrer jüngsten Wurzelendigungen sehr ähnlich: Der diarche Zentralzylinder wird von primären Endodermiszellen umgeben, deren äußerer Teil jeder Radialwand bis zum Casparyschen Streifen auseinanderweicht und mit den anschließenden Wänden der folgenden Rindenschicht je einen vierseitigen Harzgang bildet (Taf. IV, Fig. 10). Dadurch, daß sich die Sekretgänge hier nicht nur über den Phloem-, sondern auch über den Xylemteilen bilden, kann man die Vertreter dieser Gruppe leicht von den bisher untersuchten Arten unterscheiden. Vom Rindenparenchym sind vor allem die beiden äußeren Zellreihen samt den Interzellularen in gewohnter Weise verpilzt. Die Zellen der Exodermis und Rhizodermis sind pilzfrei; letztere bilden bei *Saussurea* eine zusammenhängende braune Kruste.

An der Wurzelbasis von ***Saussurea alpina*** (D = 0,7 mm) hat sich aus den primären und sekundären Gefäßen ein dreieckiger Holzkörper gebildet. Die Endodermiszellen sind durch je eine Radialwand mit Casparyschem Streifen geteilt, wodurch die Entfernung zwischen den einzelnen Harzgängen sich vergrößert. Diese radialen Wände setzen sich als Stützwände auch durch einige Zellreihen der Innenrinde fort, wozu noch tangentiale Teilungen treten können. Die Wände der peripheren Rindenzellen sind meist braun, die Rhizodermis ist als braune Kruste erhalten.

An der Basis der dicken, fleischigen Wurzeln von ***Carduus defloratus*** (D = 2,5 mm) haben sich zwischen den 5 primären Xylemstrahlen 5 sekundäre Holz-Bast-Gruppen gebildet. Die Endodermis bleibt dauernd primär und folgt der Vergrößerung des Zentralzylinders durch tangentiale Streckung und Bildung von 1—3 radialen Teilungswänden; dadurch entfernen sich die nur über den

ursprünglichen Radialwänden ausgebildeten Sekretgänge oft weit voneinander. Auch die folgenden Rindenparenchymzellen weisen 1—3 radiale, selten auch tangentiale Wände auf. Den Abschluß bilden unregelmäßig erhaltene, dunkelbraune, metadermisierte Zellen. — Erfolgt eine weitere Dickenzunahme der Wurzel, so beruht diese nur auf einer Vermehrung der sekundären Elemente des Zentralzylinders. Dann strecken sich die Endodermiszellen noch mehr tangential und teilen sich durch weitere Radialwände.

In ähnlicher Weise verläuft die Entwicklung der Beiwurzeln von ***Cirsium spinosissimum***. Als Unterschied wäre vielleicht eine geringere Verholzung des Zentralzylinders zu erwähnen, dessen sekundäre Holzgruppen an Wurzeln von 2,5 bis 2,9 mm Dicke vorzüglich aus parenchymatischen Zellen mit nur einer Reihe von Gefäßen bestehen. Dies könnte aber auch eine Auswirkung des feuchteren Standortes sein.

Cichorieae

Aus diesem Tribus, der der Unterfamilie der Liguliflorae angehört, wurden Vertreter der Gattungen *Leontodon*, *Crepis* und *Hieracium* gesammelt.

Leontodon montanus Lam.

Fundort: Kalkschutt auf Höhenweg zur Stuttgarterhütte (Arlberggebiet).

Der Alpen-Löwenzahn wächst auf feinkörnigem Gehängeschutt, steinigen Matten, selten am Rande von Schneetälchen. – Er besitzt einen schwarzbraunen Wurzelstock mit zahlreichen schnurartigen, dunklen Wurzeln.

Leontodon pyrenaicus Gouan.

Fundort: Curvuletum oberhalb des Ofenpasses (Schweizer Nationalpark.)

Der Pyrenäen-Löwenzahn wächst auf Alpenwiesen, Matten, steinigen Hängen, in Alpenrosen- und Zwergstrauchgebüschen. – Dem schief abwärtssteigenden, kurzen, braunen Wurzelstock entspringen mäßig dicke Beiwurzeln.

Die Wurzeln beider Arten sind an der Spitze (D = 0,2 bis 0,4 mm) diarch, die Endodermiszellen verkorken früh. Obwohl in dieser Gattung keine endodermalen Harzgänge ausgebildet werden, kann es doch — über beiden oder nur über einem Phloem — zu einer nochmaligen Teilung einiger Endodermiszellen kommen, ohne daß diese Teilungsprodukte jedoch gangartig auseinanderweichen.

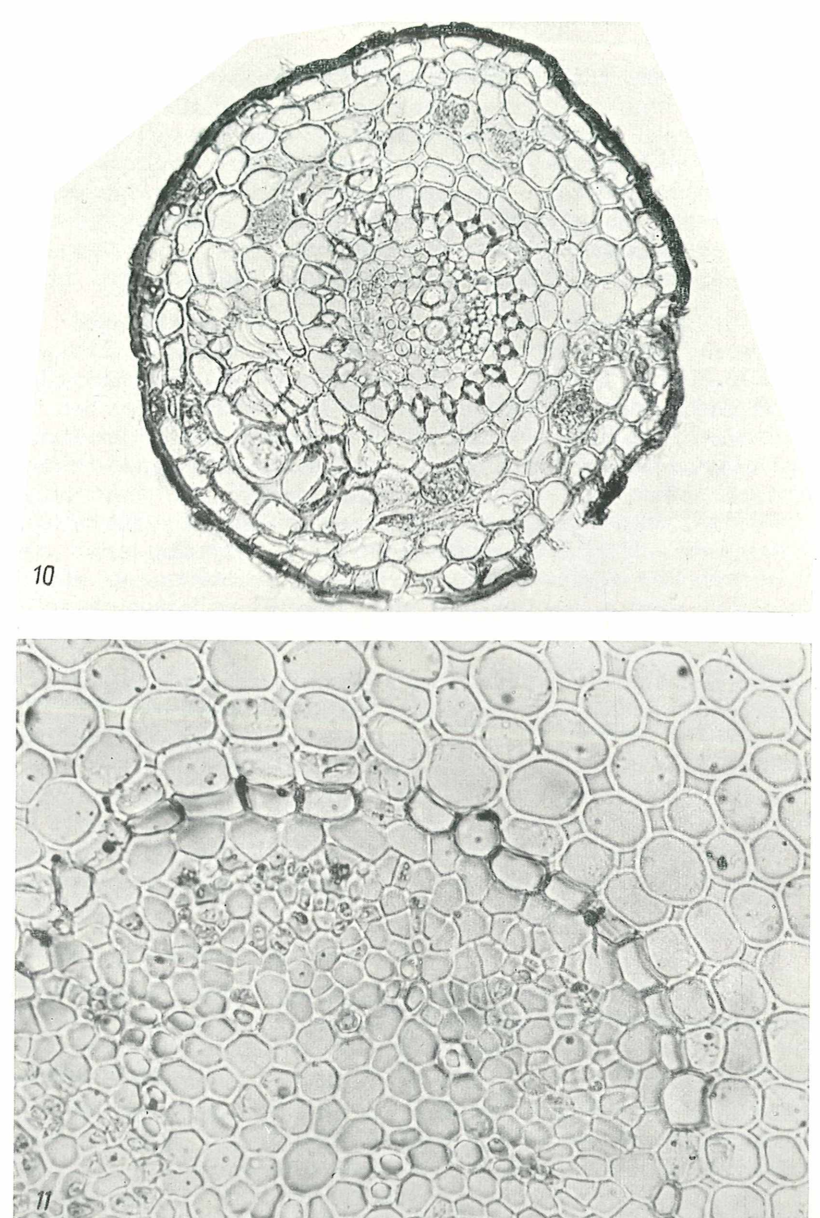


Fig. 10. *Saussurea alpina*. Querschnitt durch eine 0,3 mm dicke Wurzel. Die Harzgänge liegen hier — mit einer Unterbrechung — über jeder Radialwand der primären Endodermis. In den Rindenparenchymzellen sind Reste der Verpilzung sichtbar, die Rhizodermiszellen bilden eine braune Kruste. — Fig. 11. *Leontodon montanus*. Querschnitt durch eine Wurzel von 1 mm Dicke, mit Sudan III gefärbt. Die verkorkten Endodermiszellen sowie die nur über den Phloemgruppen vermehrten Rindenzellreihen sind deutlich zu erkennen. Ebenso die Bildung der kambialen Bögen unter jedem Phloem

Die Verpilzung beschränkt sich auf die beiden äußeren, subexodermalen Zellschichten; hier finden sich inter- und auch intrazelluläre Hyphen und — in der größerzelligen Innenschicht — Reste verdauter Bäumchen und auch Vesikeln. Die Wände der Exodermiszellen sind meist braun, die Rhizodermiszellen dünnwandig, vereinzelt mit dickeren Außenwänden. Besonders an Wurzeln von *L. pyrenaicus* zeigte sich ein Zusammenhang zwischen ihrer Lage und der kappenartig verdickter Exodermiszellen.

Eine mittlere Wurzel von ***Leontodon montanus*** wird an der Basis (D = 1,0 mm) von einem tetrarchen Bündel mit nur wenigen sekundären Gefäßen durchzogen (Taf. IV, Fig. 11). Die Endodermis ist fast ganz verkorkt, die Rinde baut sich aus zahlreichen Reihen rundlicher, etwas verdickter Zellen auf. Wie man auf diesem Querschnitt deutlich erkennen kann, ist die Zahl der Rindenparenchymzellen über den Phloemgruppen meist um eine Reihe vermehrt, obwohl keine Harzgänge dazwischen ausgebildet sind. Die verkorkten, braun gefärbten Zellen der Exodermis bilden den Abschluß der Rinde; sie werden von kleinzelligen, dünnwandigen und zerdrückten Rhizodermiszellen bedeckt, aus welchen nur wenige Zellen mit verdickten Außenwänden hervorragen.

Dieser Dimorphismus der Rhizodermiszellen tritt an Wurzeln von ***Leontodon pyrenaicus*** noch häufiger auf, meist in Verbindung mit dunkelbraunen Pilzhyphen in oder über den verdickten Rhizodermiszellen, mit unterschiedlichem Zellinhalt der darunterliegenden Exodermis und mit tangentialer Wandbildung in 1 bis 2 Zellen der Subexodermis. Auch war bei dieser Art die sekundäre Holzbildung im pentarchen Gefäßbündel stärker, die Endodermis recht undeutlich und die Markzellen häufig verdickt.

Crepis alpestris (Jacq.) Tausch.

Fundort: oberhalb des Ofenpasses (Schweizer Nationalpark).

Der Voralpen-Pippau wächst auf trockenen Wiesen, Weiden, grasigen Hängen, im Gesteinsschutt, bisweilen auch an Felsen. – Er besitzt einen kurzen schwärzlichen Wurzelstock und hell- bis dunkelbraune Beiwurzeln.

An der Spitze (D = 0,1 bis 0,2 mm) sind die Wurzeln wieder stark verpilzt, der diarche Zentralzylinder ist von einer nahezu geschlossen verkorkten Endodermis umgeben. Auch die Exodermis ist verkorkt, in manchen Zellen liegt körnig-brauner Inhalt. Besonders an Längsschnitten ließ sich der Verlauf dicker interzellulärer Pilzhyphen gut verfolgen; von ihnen wird in jede Zelle der inneren, größerlumigen Rindenschicht eine dünnere Hyphe entsendet, die

dann Bäumchen bildet. Viele Rhizodermiswände sind außen verdickt.

An der Basis (D = 0,5 bis 0,6 mm) ist die Wurzel tri- oder tetrarch mit wenigen bis zahlreichen sekundären Gefäßen. Die Endodermis besteht zum Großteil aus tangential gestreckten, sehr niedrigen Zellen; wenige ihrer Zellen, die meist in Xylemnähe liegen, erscheinen rundlich aufgebläht, sind nicht verkorkt und ihr Inhalt färbt sich mit Sudan III. Die Exodermiszellen treten durch etwas verdickte Wände und durch einen dunkelbraunen Belag an ihrer Innenseite stark hervor. Haare sind spärlich vorhanden. Im übrigen sind die Rhizodermiszellen dünnwandig und teils zerdrückt; dunkelbraune, dünne Pilzhyphen können die Zellen durchziehen oder nur an der Oberfläche verlaufen.

Ähnlich gebaut sind die Wurzeln von ***Crepis aurea*** (L.) Cass. (oberhalb der Ulmerhütte im Arlberggebiet gesammelt), welche auf mehr feuchten, kurzrasigen Matten und Weiden oder auch auf steinigen, berasten Hängen wächst.

Aus der Gattung *Hieracium* wurden folgende Arten untersucht:

Hieracium Pilosella L.

Fundort: oberhalb des Ofenpasses (Schweizer Nationalpark).

Das Langhaar-Habichtskraut wächst auf trockenen Weiden und Matten, Geröll, Felsschutt, auf Felsen und Waldlichtungen, vom Tiefland bis in die Hochalpen; auf allen Bodenarten.

Hieracium bifidum Kit.

Fundort: auf trockenen Wiesen im Schweizer Nationalpark.

Das Gabel-Habichtskraut wächst auf trockenen Hängen, Felsen und Felsschutt; kalkliebend.

Hieracium glaciale Reynier.

Fundort: alpine Matten um die Stüdlhütte (Glocknergebiet).

Das Gletscher-Habichtskraut kommt auf trockenen, kurzgrasigen Weiden und Matten der Alpen vor; auf Silikatgestein, selten auf tonigem Kalkboden.

Hieracium alpinum L.

Fundort: Glocknergebiet.

Das Alpen-Habichtskraut wächst auf trockenen Weiden, Magermatten, auf Geröllhalden, im ruhenden Felsschutt von 1900 – 2600 m; auf kiesel- bzw. tonhaltigen Böden.

Hieracium villosum Jacq.

Fundort: Monte Piano (Südtirol).

Das Zottige Habichtskraut wächst auf steinigen und grasigen Abhängen, an Felsen, auf Geröllhalden, in Dryasbeständen von 1300–2700 m; fast nur auf Kalk.

Wurzeln von *Hieracium Pilosella* (D = 0,2 mm) haben an der Spitze ein diarches Bündel, die Endodermis ist größtenteils verkorkt. Zwischen ihr und den hellbraun gefärbten Exodermiszellen liegen 2 Rindenparenchymschichten und in deren Interzellularen wenige Pilzhyphen. — Erst in einem etwas älteren Stadium (mit 4 Rindenparenchymreihen) treten, außer den dickwandigen Hyphen in der Subexodermis und in den Interzellularen, auch Bäumchen in der größerzelligen Mittelschicht auf; die beiden inneren Reihen sind frei von Pilzen. Die Außenwände mancher Rhizodermiszellen erscheinen schwach verdickt und in diesen Zellen oder entlang ihrer Oberfläche verlaufen gewöhnlich dunkelbraune Hyphen. — Ähnlichen Bau zeigen auch die Wurzelendigungen der übrigen untersuchten *Hieracium*-Arten.

Auch an der Basis gleichen sich die einzelnen Arten vielfach: Bei allen Wurzeln waren die Gefäßbündel drei- oder vierstrahlig, bei *H. villosum* auch fünfstrahlig. Selbst an Wurzeln von größerer Dicke (z. B. *H. villosum* 0,9 mm) sind nur wenige sekundäre Elemente entwickelt und die kambialen Zellteilungen unter den Phloemgruppen sind deutlich sichtbar (vgl. Taf. IV, Fig. 11); bei vermehrtem Dickenwachstum des Zentralzylinders (*H. Pilosella*, *H. alpinum*) entstehen zahlreiche, weitlumige, sekundäre Gefäße, die durch die über den primären Holzstrahlen ausgebildeten Parenchymzellen in 3—4 Gruppen getrennt sind. Durch diese Zellvermehrung wird die verkorkte Endodermis häufig stark zerdrückt, so daß sich ihre Tangentialwände berühren. Bei geringerem Dickenwachstum bleibt die Endodermis gut erhalten, ihre Zellen sind nur zum Teil verkorkt; in den unverkorkten Zellen können radiale Wände mit Casparyschen Streifen auftreten (*H. villosum*). Ferner sieht man auch hier wieder die tangentialen Teilungen, nur über den Phloemgruppen gelegen, die jedoch zu keiner Gangbildung führen (vgl. Taf. IV, Fig. 11). Auf die Endodermis folgen zahlreiche Reihen rundlicher, mehr weniger dickwandiger Rindenzellen.

Wie bei *Leontodon* und *Crepis* tritt auch hier die Exodermis durch dunkelbraune Färbung und eine scheinbar beträchtliche Membranverdickung stark hervor; doch läßt sich leicht erkennen, daß es nur kettenförmiger oder kugelig-dunkler Zellinhalt ist, der der Membran dicht anliegt. Vereinzelte Zellen haben keinen dunklen

Inhalt, aber hellgelbe, verdickte Außenwände, die bei *H. Pilosella* oft deutlich tangential geschichtet und von besonderer Mächtigkeit waren. Unter diesen Zellen auftretende tangentiale Teilungen können häufig, doch nicht immer beobachtet werden. Die Rhizodermiszellen sind, wenn an der Basis noch vorhanden, dünnwandig, zerdrückt oder selten mit etwas verdickten Außenwänden und häufig von schwarzbraunen Pilzhyphen durchzogen.

Rückblick und Zusammenfassung.

Bevor ich auf eine zusammenfassende Darstellung der einzelnen Gewebe eingehe, sei auf ein Hauptproblem dieser Arbeit hingewiesen, das in dem Vorhandensein wirklich vergleichbaren Materials liegt. Bei den im Freiland gesammelten Pflanzen handelt es sich um Exemplare verschiedenen, meist schwer zu bestimmenden Alters, die zu verschiedener Zeit und von ökologisch verschiedensten Standorten gesammelt wurden. Dazu war es aus zeitlichen oder auch aus technischen Gründen nicht immer möglich, das gesamte Wurzelsystem auszugraben und so zwischen Wurzeln verschiedener Funktion und verschiedener Ordnung exakt zu unterscheiden. Es werden daher wohl manche Angaben, wie etwa die Strahligkeit des Gefäßbündels, die Ausbildung seiner sekundären Elemente oder die Anzahl der Korkschichten, weniger als artspezifisches Merkmal zu werten sein, als vielmehr auf Alters-, Funktions- oder Standortsunterschiede zurückgehen.

Trotzdem lassen sich aus der Mannigfaltigkeit des Wurzelbaues einige Struktureigentümlichkeiten hervorheben und gewissen Gruppen der untersuchten Compositen zuordnen, was nun an Hand der einzelnen Gewebe geschehen soll.

Zentralzylinder: An der Spitze wird jede Wurzel von einem diarchen Gefäßbündel durchzogen, nach der Basis zu vermehren sich seine Xylem- und Phloemteile. Am häufigsten sind triarche, tetrarche und pentarche Bündel, doch kommen bei besonders dicken Wurzeln auch hexarche und heptarche vor. Nur selten finden sich an der Basis Bündel von rein primärem Bau. Das beginnende Dickenwachstum ist häufig schon an den kambialen Bögen zu erkennen, die sich durch Streckung und Teilung der unter jedem Phloem gelegenen Parenchymzellen entwickeln (Taf. IV, Fig. 11). Während von diesen Bögen allein die Bildung der sekun-

dären Leitelemente ausgeht, entstehen vor dem Xylem nur Parenchymzellen. So ergibt sich eine wechselweise Lagerung der Xylem- und anschließenden Parenchymstrahlen mit den sekundären Holz-Bast-Gruppen (*Senecio*, *Doronicum*, *Leontodon*, *Crepis*, *Hieracium* z. B.). Es kann aber auch zu einer mächtigeren Entwicklung des Holzkörpers kommen (*Aster*, *Erigeron*, *Achillea*-, *Artemisia*-Arten) und zu einer Ausbildung verdickter und verholzter Markzellen. — Das Perikambium ist immer einreihig und besteht aus dünnwandigen Zellen.

Endodermis: Es gehört zur Eigenart der Endodermiszellen, daß sich nach Beendigung des embryonalen Zustandes an ihren Radialwänden der Casparysche Streifen ausbildet. Dieses Entwicklungsstadium der Primärendodermis stellt aber für die meisten Pflanzen nur ein Übergangsstadium dar; bald tritt durch Ausbildung einer Suberinlamelle die Endodermis in das sekundäre Stadium und schließlich kann sie durch Anlegen einer Verdickungsschicht tertiär werden. — Wurzeln mit dauernd primär bleibender Endodermis sind im Pflanzenreich selten; unter den dikotylen Landpflanzen fand Mager (1932) diesen Typus nur bei den Compositen.

Von den alpinen Compositen zeigten die Wurzeln der *Senecio*- und *Doronicum*-Arten sowie von *Arnica*, *Saussurea*, *Carduus* und *Cirsium* in jedem Alter Primärendodermen. Ihre Zellen — vor allem bei den drei letztgenannten Arten — sind häufig radial gekammert, wobei auf den neuen Wänden der Casparysche Streifen sofort erscheint. — Bei den Gattungen der Astereae und Anthemideae waren die Endodermiszellen teils primär, teils sekundär. Eine bevorzugte Lage der verkorkten Zellen in Phloemnähe, also unter den Harzgängen, wie man erwarten würde, war nur bei *Solidago*, *Aster* und *Erigeron* zu beobachten, nicht aber bei *Achillea* und *Chrysanthemum*, wo die sekundären Endodermiszellen fast häufiger vor den Xylemstrahlen gelegen waren. Beide Zellarten können durch radiale Wände geteilt sein: die primären Zellen durch Wände mit dem Casparyschen Streifen, die verkorkten durch Stützwände ohne diesen. Eine frühzeitige und nahezu geschlossene Verkorkung aller Endodermiszellen fand sich bei *Antennaria*, *Gnaphalium*, *Leontopodium*, bei *Homogyne* und bei den drei Gattungen der Liguliflorae. Bei stärkerem sekundärem Dickenwachstum des Zentralzylinders wird die Endodermis, wenn sie nicht durch Streckung und Teilung dem erhöhten Wachstum folgen kann, so sehr zerdrückt, daß sich ihre Tangentialwände berühren (*Aster*, *Leontopodium* z. B.).

Im Zusammenhang mit der Endodermis bilden sich in der eingangs erwähnten Art (S. 610) die Harzgänge aus, ein charak-

teristisches Merkmal der tubulifloren Compositen. Sie entstehen in sehr frühem Stadium, nach TETLEY (1925) gleichzeitig mit der Differenzierung der 1. Siebröhre, und liegen in der Regel nur über den Phloemteilen; ihre Zahl, Form und Größe ist verschieden, doch verhalten sich nahestehende Arten in vieler Hinsicht ähnlich oder gleich. Für die untersuchten Arten ergaben sich folgende Zahlen: *Solidago*, *Aster*, *Erigeron* je 1 Gang, *Antennaria*, *Gnaphalium* und *Leontopodium* je 3—5 (6) Gänge, *Achillea* und *Artemisia* 1—3 (4), *Chrysanthemum* 2—4, *Senecio* 1—4, *Doronicum* 3—5, *Homogyne* 2—4, *Arnica* 1—4. Dagegen besitzen *Saussurea*, *Carduus* und *Cirsium* besonders viele Harzgänge; hier liegt ursprünglich über jeder radialen Endodermiswand ein Sekretgang. Später teilen sich die Endodermiszellen, und da über den Teilungswänden keine Neubildung von Harzgängen erfolgt, kann sich die Entfernung der ursprünglichen Kanäle beträchtlich vergrößern.

Anfangs erscheint jeder Harzgang auf dem Querschnitt von 4 Zellen begrenzt, deren Membranen gegen das Ganginnere leicht vorgewölbt und von geringerer Dicke sind. Durch Auseinanderweichen radialer oder tangentialer Wände kann sich der Harzgang erweitern und sechseckigen Umriß erhalten (Abb. 8). An die äußeren Nachbarn grenzen diese Zellen, die TRIEBEL (1885) Gangzellen nennt, vielfach ohne oder nur mit kleinen Interzellularen. Weiters kann es in den Gangzellen außer der häufigen Querteilung auch zu Teilungen in der Längsrichtung kommen, wodurch sich der Kanal unter Druck auf die umliegenden Gewebe vergrößert. — Dagegen scheinen manchen Wurzeln (aus der Gattung *Aster*, *Leontopodium*, *Achillea* und *Artemisia* vor allem) selbst in der Jugend Harzgänge zu fehlen oder nur verkümmert entwickelt zu sein. So stellt auch WHITAKER (1923, S. 48) fest, daß Compositenwurzeln, die später verholzen, in der Regel keine oder mißlungene Ölbehälter haben.

Bei den Liguliflorae werden keine Harzgänge ausgebildet. Trotzdem kann es häufig über den Phloemteilen zu einer Verdoppelung der innersten Rindenschichte kommen, jedoch dazwischen in der Regel zu keiner Interzellularenbildung (vgl. Taf IV, Fig. 11).

An den Zellen des Rindenparenchyms fällt das häufige Vorkommen von Teilungswänden auf. Zunächst treten radiale Wände in Ein- oder Mehrzahl besonders in den Zellen der radialkonzentrischen Innenreihen auf; bei ihnen könnte man von Stützwänden sprechen, „da sie in der Richtung des Druckes liegen, den die sich verdickende Wurzel nach außen ausüben muß“ (MAGER 1932, S. 673). Sie setzen auch vielfach die Stützwände der Endo-

dermis nach außen fort. Sehr regelmäßig war ihr Auftreten bei *Saussurea*, *Carduus* und *Cirsium*. — Aber auch sonst finden sich nicht selten Teilungswände, die jedoch in verschiedenen Richtungen verlaufen (*Erigeron*, *Achillea*) und kaum eine zweckentsprechende Deutung zulassen.

Am häufigsten sind tangentiale Teilungen in der subexodermalen Rindenparenchymreihe. Aus dieser Schicht geht, wie bekannt, der periphere Kork der Compositenwurzel hervor, der von v. ALTEN (1909) exogener Kork, von MAGER (1932) im Gegensatz zum Perizykelperiderm als Interkutisperiderm bezeichnet worden ist. — In der Reihe der alpinen Compositen war dieser Kork am besten ausgebildet bei *Aster alpinus* (6—10 Korkzellreihen), *Erigeron neglectus* (2—4), *Achillea Clavenae* und *A. tomentosa* (4—5), *Artemisia Genipi* (10—15) und *A. laxa* (12). Die Entstehung der eigenartigen, teils verkorkten, teils verdickten Abschlußschichten von *Artemisia Pančićii* wären noch genauer zu untersuchen.

Abgesehen von diesen, über den ganzen Wurzelumfang verlaufenden Teilungen, die schließlich zur peripheren Korkbildung führen, wären noch die gelegentlich auftretenden, lokal begrenzten Teilungen in ebenfalls subexodermalen Zellen zu erwähnen; diese haben wundkorkartigen Charakter und ihre Ausbildung steht wohl in Zusammenhang mit einer Veränderung mancher Exodermiszellen (Abb. 2, A—C).

Außerdem möchte ich auf die schräg gekreuzte Wandstruktur hinweisen, die an den Längswänden der Rindenparenchymzellen aller untersuchten Wurzeln oft schon ohne vorherige Behandlung sichtbar war (Taf. II, Fig. 5, unten). Nach Zusatz von Chlorzinkjod bleiben nur diese Stellen hell, während sich die übrige Zellwand violett färbt; es handelt sich also um eine Bildung, die im Zusammenhang mit den Tüpfeln auftritt. CZAJA (1958) gibt ein ähnliches Bild von Längswänden einer *Iris*-Wurzel und spricht von x-förmiger Struktur über den Tüpfeln.

Die Exodermis der untersuchten Wurzeln setzt sich aus einer Reihe verkorkter, lückenlos aneinanderschließender Zellen zusammen, die weder mit der Rhizodermis noch mit der nächstinneren Rindenschicht Interzellularen ausbilden. KROEMER (1903) stellt die Compositenwurzel zu den Pflanzen mit einer einheitlichen, einschichtigen Interkutis (= verkorkte Hypodermis, Exodermis); sie weist nach ihm keine sog. Kurzzellen auf. Als solche werden kurze, unverkorkte Exodermiszellen bezeichnet, bei denen es häufig zu einer kappenartigen Verdickung ihrer Außenwand kommt. Nach

Francke (1927) tritt diese Außenwandverdickung besonders bei xerophilen Formen auf. Sie soll „durch Spaltung der Außenwand, genauer gesagt, ihrer sekundären Lamelle und Einlagerung eines stark lichtbrechenden Stoffes" (l. c. S. 23) entstehen.

Vergleicht man die im vorigen beschriebenen Wurzeln, so fällt auf, daß auch hier die Einheitlichkeit der Exodermiszellen immer wieder unterbrochen ist durch unverkorkte Zellen, deren äußere Tangentialwand gelegentlich stark verdickt erscheint (*Solidago*, *Aster*, *Erigeron*, *Achillea*, *Artemisia Austriaca*, *Senecio*, *Hieracium*). Man gewinnt den Eindruck, daß es sich auch hier um keine Verdickung durch Anlagerung von Zellwandsubstanz, sondern um eine Spaltung der Membran und Einlagerung von Stoffen in diese Lücke handelt. Wenn die häufig bräunlichgelbe Färbung dieser Verdickung durch Eau de Javelle entfernt ist, läßt sich mit Chlorzinkjod die violette Zellulosefärbung erzielen. Es wäre nun naheliegend, diese Zellen ihrem Querschnittsbild nach als echte Kurzzellen zu bezeichnen; ein Längsschnitt zeigt allerdings, daß sie nicht immer kürzer sind als die übrigen Exodermiszellen und daß sie häufig paarweise nebeneinander liegen (*Senecio carniolicus*, *Arnica montana*). Meist konnte man Pilzprodukte in ihnen oder in ihrer Nähe erkennen. Es wäre an Serienschnitten zu überprüfen, ob es sich hier um Kurzzellen, also Durchlaßzellen im klassischen Sinne handelt, die nur sekundär zu Pilzeintrittspforten geworden sind, oder ob die Veränderungen evtl. erst durch den Pilzbefall hervorgerufen wurden. In den darunterliegenden Zellen treten häufig, doch nicht immer, die schon erwähnten wundkorkartigen Teilungen auf. Das Vorkommen lokaler Korkbildung unterhalb der kleinen, kegelförmigen Exodermiszellen ist schon von Leitgeb (1865) für ältere Teile mancher Luftwurzeln erwähnt und als Folge einer Verletzung gedeutet worden.

Die Zellen der Rhizodermis, die in der Jugend meist dünnwandig und nach außen vorgewölbt sind, erscheinen an der Basis meist zerdrückt, bilden eine braune Kruste, „metadermisieren" (von Guttenberg 1940, S. 71) oder fehlen auch ganz. Auffallend ist, daß sich bei vielen Arten schon früh oder erst mit zunehmendem Alter die Außenwände verdicken können, daß aber diese Verdickung meist nur auf wenige Zellen beschränkt bleibt. Es heben sich dann Zellen mit verdickten Außenwänden von den allseits zartwandigen, zusammengedrückten Zellen stark ab. *Arnica montana* zeigt diesen Zellendimorphismus am schönsten ausgebildet (Taf. III, Fig. 9); er tritt aber auch bei vielen Wurzeln anderer Gattungen mehr weniger deutlich auf (*Solidago*, *Aster*, *Antennaria*, *Leontododium*, *Gnaphalium*, *Achillea*, *Senecio*, *Doronicum*, *Leontodon*). Manchmal

färben sich die verdickten Zellwände mit Phlorogluzin und Salzsäure rötlich bis rot oder geben keine Färbung, wenn sie mit bräunlich-gelben Stoffen imprägniert sind. Nach Behandlung mit Eau de Javelle tritt die Zellulosegrundlage hervor. Auf dem Flächenschnitt erkennt man diese Zellen als längsgestreckte Gruppen von 2—3 Zellreihen Breite; der Querschnitt zeigt ihre Beziehung zu veränderten Exodermiszellen, die sie gewissermaßen bedecken (Abb. 9). Sie sind meist bedeutend kürzer als die übrigen Rhizodermiszellen. Treten noch Teilungen in der subexodermalen Zellreihe auf, so ergeben sich charakteristische Gruppen, bei welchen mit dunklem Inhalt oder verdickten Außenwänden versehene Exodermiszellen bedeckt sind von dickwandigen Rhizodermiszellen und unterlagert von geteilten Zellen der subexodermalen Reihe.

Literaturverzeichnis.

ALTEN, H. von, 1909: Wurzelstudien. Botan. Zeitung *67*, I. Abt., 175.

ASAI, T., 1935: Über das Vorkommen und die Bedeutung der Wurzelpilze in den Landpflanzen. Japan. Journ. of Botany *7*, 105.

COL, M., 1903/04: Recherches sur l'appareil sécréteur interne des Composées. Journ. de Botanique *17*, 251, 289 und *18*, 110, 153.

COSTANTIN, J. et MAGROU, J., 1926: Contribution á l'étude des racines des plantes alpines et de leurs mycorhizes. Comp. rend. Acad. sci. Paris *182*, 26.

CZAJA, A. Th., 1958: Untersuchungen über die submikroskopische Struktur der Zellwände von Parenchymzellen in Stengelorganen und Wurzeln. Planta *51*, 329.

FRANCKE, A., 1927: Zur Kenntnis der Exodermis der Asclepiadaceen. Planta *3*, 1.

FREIDENFELT, T., 1900: Studier öfver örtartade växters rötter. Förelöpande meddelande. Bot. Notiser, p. 209 (zit. aus Kivenheimo).

— 1902: Studien über die Wurzeln krautiger Pflanzen. I. Über die Formbildung der Wurzel vom biologischen Gesichtspunkte. Flora *91*, 115.

GALLAUD, G., 1905: Etudes sur les mycorhizes endotrophes. Rév. gén. de Botanique *17*, 5 et seq.

GOEBEL, K., 1930: Organographie der Pflanzen. 3. Aufl. Jena.

GUTTENBERG, H. von, 1940: Der primäre Bau der Angiospermenwurzel. Handb. d. Pflanzenanatomie, II. Abt., 3. Teil, Bd. 8, Berlin.

— 1943: Die physiologischen Scheiden. Ebenda, I. Abt., 2. Teil, Bd. 5., Berlin.

HEGI, G., 1908—1931: Illustrierte Flora von Mitteleuropa, München.

HESS, E., 1910: Über die Wuchsformen der alpinen Geröllpflanzen. Beih. z. Bot. Centralbl. *27*, 1, II. Abt.

HOLM, Th., 1926/27: Studies in the Compositae. The American Midland Naturalist *10*, 1.

Janchen, E., 1958: Catalogus Florae Austriae, I. Teil, Heft 3 (Sympetalae). Wien.

Janse, J. M., 1897: Les endophytes radicaux de quelques plantes Javanaises. Ann. d. Jard. Bot. d. Buitenzorg *14*, 53.

Kelley, A. P., 1950: Mycotrophy in Plants. A new series of plant science books, Vol. 22. Waltham, Mass. USA.

Kivenheimo, V. J., 1947: Untersuchungen über die Wurzelsysteme der Samenpflanzen in der Bodenvegetation der Wälder Finnlands. Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo *22*, No. 2, 1—180.

Kroemer, K., 1903: Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel. Bibliotheca Botanica, H. 59.

Leitgeb, H., 1865: Die Luftwurzeln der Orchideen. Denkschr. d. Kais. Akad. Wiss. Wien math.-nat. Cl. *24*, 179.

Luhan, M., 1951: Zur Wurzelanatomie unserer Alpenpflanzen. I. Primulaceae. Sitz.-Ber. d. Österr. Akad. Wiss., math.-nat. Kl., Abt. I, *160*, 481.

— 1952: Desgl. II. Saxifragaceae und Rosaceae. Ebenda *161*, 199.

— 1954: Desgl. III. Gentianaceae. Ebenda *163*, 89.

— 1955: Das Abschlußgewebe der Wurzeln unserer Alpenpflanzen. Ber. d. D. Bot. Ges. *68*, 87.

Mager, H., 1932: Beiträge zur Kenntnis der primären Wurzelrinde. Planta *16*, 666.

Metsävainio, K., 1931: Untersuchungen über das Wurzelsystem der Moorpflanzen. Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo *1*, No. 1, 1—418.

Müller, N., 1866/67: Untersuchungen über die Vertheilung der Harze, ätherischen Oele, Gummi und Gummiharze, und die Stellung der Secretionsbehälter im Pflanzenkörper. Jahrb. f. wiss. Bot. *5*, 387.

Olivier, L., 1881: Recherches sur l'appareil tégumentaire des racines. Ann. Sc. Nat., Sér. 6, Bot. *11*, 5.

Sachs, J., 1859: Über das Auftreten der Stärke bei der Keimung ölhaltiger Saamen. Botan. Zeitung *17*, 177 u. 185.

Schlicht, A., 1889: Beitrag zur Kenntnis der Verbreitung und der Bedeutung der Mykorhizen. Diss. Berlin.

Stahl, E., 1900: Der Sinn der Mykorhizenbildung. Jahrb. f. wiss. Bot. *34*. 539.

Tetley, U., 1925: The secretory system of the roots of the Compositae, New Phytologist *24*, 138.

Tieghem, M. Ph. van, 1872: Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes. Ann. Sc. Nat., Sér. 5, Bot. *16*, 97.

— 1883: Sur la situation de l'appareil sécréteur dans les Composées. Bull. Soc. Bot. de France *30*, Sér. 2, 310.

— 1884: Sur la situation de l'appareil sécréteur dans les Composées. Ebenda *31*, 112.

— 1885: Second Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes. Ann. Sc. Nat., Sér. 7, Bot. *1*, 5.

TRIEBEL, R., 1885: Über Ölbehälter in Wurzeln von Compositen. Nova Acta Acad. Caes. Leop.-Carol. Germ. Nat., Bd. *50*, 1. Halle.

VUILLEMIN, M. P., 1884: Remarques sur la situation de l'appareil sécréteur des Composées. Bull. Soc. Bot. de France *31*, Sér. 2, 108.

WENDELBERGER, G., 1950: Zur Soziologie der kontinentalen Halophytenvegetation Mitteleuropas. Denkschr. Österr. Akad. Wiss., math-nat. Kl., Bd. *108*.

WETTSTEIN, R., 1935: Handbuch der Systematischen Botanik. 4., umgearb. Aufl. Fr. Deuticke, Wien.

WHITAKER, E. S., 1923: Root hairs and secundary thickening in the Compositae. The Botanical Gazette *76*. 30.